

Série..... (A)
N° de Série 1518.
N° d'ordre 2384.

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

MARTHE BONVALLET

licenciée ès sciences

1^{re} Thèse. — **Recherches expérimentales sur le
mécanisme de la régulation - des
chronaxies motrices périphériques**

2^{me} Thèse. — **Propositions données par la Faculté**

Soutenues le 13 Février 1935 devant la Commission d'examen

13 MARS 1935 —

MM. L. LAPICQUE, *Président*

ROBERT-LÉVY

H. LAUGIER

} *Examineurs*

IMPRIMERIE BERNARD FRÈRES

37, RUE DES TROIS-BORNES

PARIS-XI^e

Série..... (A)
N° de Série 1518.
N° d'ordre 2384.

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

MARTHE BONVALLET

licenciée ès sciences

1^{re} Thèse. — **Recherches expérimentales sur le
mécanisme de la régulation des
chronaxies motrices périphériques**

2^{me} Thèse. — **Propositions données par la Faculté**

Soutenues le *Février 1935* devant la Commission d'examen,

13 MARS 1935

MM. L. LAPICQUE, *Président*

ROBERT-LÉVY

H. LAUGIER

} *Examineurs*

IMPRIMERIE BERNARD FRÈRES

37, RUE DES TROIS-BORNES

PARIS-XI^e

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen honoraire M. M. MOLLIARD.

Doyen M. C. MAURAIN, Professeur, Physique du Globe.

Professeurs honoraires :

MM. H. LE CHATELIER.
A. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.

MM. Emile PICARD.
Remy PERRIER.
Léon BRILLOUIN.
E. GOURSAT.

MM. WALLERANT.
GUILLET.
PÉCHARD.
FREUNDLER.

Professeurs :

P. JANET	T	—	Electrotechnique générale.
G. BERTRAND	T	—	Chimie biologique.
N.	T	—	Physique générale.
M. CAULLERY	T	—	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
G. URBAIN	T	—	Chimie générale.
Emile BOREL	T	—	Calcul des probabilités et Physique mathématique.
N.	T	—	Aviation.
Jean PERRIN	T	—	Chimie physique.
H. ABRAHAM	T	—	Physique.
E. CARTAN	T	—	Géométrie supérieure.
M. MOLLIARD	T	—	Physiologie végétale.
L. LAPICQUE	T	—	Physiologie générale.
E. VESSIOT	T	—	Mécanique analytique et Mécanique céleste.
A. COTTON	T	—	Physique.
J. DRACH	T	—	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
Ch. FABRY	T	—	Physique.
Ch. PÉREZ	T	—	Zoologie.
Léon BERTRAND	T	—	Géologie structurale et Géologie appliquée.
E. BLAISE	T	—	Chimie organique.
R. LESPIAU	T	—	Théories chimiques.
P. PORTIER	T	—	Physiologie comparée.
E. RABAUD	T	—	Biologie expérimentale.
N.	T	—	Botanique.
N.	T	—	Chimie appliquée.
M. GUICHARD	T	—	Chimie minérale.
P. MONTEL	T	—	Théorie des fonctions et Théorie des transformations.
P. WINTREBERT	T	—	Anatomie et Histologie comparées.
L. BLARINGHEM	T	—	Botanique.
O. DUBOSCQ	T	—	Biologie maritime.
G. JULIA	T	—	Application de l'analyse à la Géométrie.
G. MAURIN	T	—	Minéralogie.
A. MICHEL-LÉVY	T	—	Pétrographie.
H. BÉNARD	T	—	Mécanique expérimentale des fluides.
A. DENJOY	T	—	Calcul différentiel et calcul intégral.
A. LUTAUD	T	—	Géographie physique et Géologie dynamique.
Eugène BLOCH	T	—	Physique théorique et Physique céleste.
G. BRUHAT	—	—	Physique.
E. DARMOIS	—	—	Physique.
A. DEBIERNE	—	—	Radioactivité.
A. DUFOUR	T	—	Physique (P. C. B.).
L. DUNOYER	—	—	Optique appliquée.
A. GUILLERMOND	T	—	Botanique (P. C. B.).
M. JAVILLIER	—	—	Chimie biologique.
L. JOLEAUD	—	—	Paléontologie.
ROBERT-LÉVY	—	—	Zoologie.
N.	—	—	Chimie physique.
F. PICARD	—	—	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
H. VILLAT	T	—	Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB	T	—	Géologie.
P. PASCAL	T	—	Chimie minérale.
M. FRÉCHET	T	—	Calcul des probabilités et Physique mathématique.
E. ESCLANGON	T	—	Astronomie.
M ^{me} RAMART-LUCAS	T	—	Chimie organique.
H. BÉGIN	T	—	Mécanique physique et expérimentale.
PAUTHENIER	—	—	Mécanique expérimentale des fluides.
FOCH	—	—	Physique (P. C. B.).
DE BROGLIE	T	—	Théories physiques.
CHRÉTIEN	—	—	Optique appliquée.
JOB	—	—	Chimie générale.
LABROUSTE	—	—	Physique du globe.
PRENANT	—	—	Zoologie.
VILLER	—	—	Mécanique physique et expérimentale.
BOHN	—	—	Zoologie (P. C. B.).
COMBES	—	—	Sciences naturelles (P. C. B.).
GARNIER	—	—	Calcul différentiel.
PÉRÈS	—	—	Mécanique des fluides.
HACKSPILL	—	—	Chimie (P. C. B.).
LAUGIER	—	—	Physiologie générale.
TOUSSAINT	—	—	Technique aéronautique.
M. CURIE	—	—	Physique (P. C. B.).
G. RIBAUD	T	—	Hautes températures.
CHAZY	—	—	Mécanique rationnelle.
GRAULT	—	—	Chimie (P. C. B.).
CROZE	—	—	Physique.
DUPONT	—	—	Chimie (P. C. B.).
LANQUINE	—	—	Géologie.

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire D. TOMBECK.



A mon Maître le Professeur LOUIS LAPICQUE





Digitized by the Internet Archive
in 2026

Je suis très heureuse de l'occasion qui s'offre à moi de pouvoir exprimer au Professeur L. LAPICQUE ma profonde gratitude pour la bienveillance avec laquelle, en octobre 1929, il m'a accueillie dans son laboratoire. Je n'ai cessé depuis d'y travailler sous sa direction immédiate et il n'est pas une seule série des recherches réunies dans cette thèse dont il n'ait inspiré les grandes lignes ou qu'il n'ait guidée dans les petits détails propres à embarrasser un débutant. Tous ses élèves savent avec quelle confiance on peut à tout instant aller chercher près de lui — ou près de Mme LAPICQUE — directives et conseils : pas une fois, pour ma part, au cours de ces cinq années, sa clairvoyante et indulgente attention ne m'a fait défaut. Je lui en renouvelle ici toute ma reconnaissance.

C'est aussi un grand plaisir pour moi de pouvoir adresser au Professeur Henri LAUGIER mes vifs et sincères remerciements pour l'accueil si bienveillant, si amical même, que j'ai rencontré chez lui chaque fois que j'ai eu recours à sa compétence tant théorique que technique et à sa complaisance inépuisable.

Aux deux très bons camarades A. RUDEANU et H.-H. JASPER, grâce à la collaboration desquels j'ai pu effectuer les expériences servant de base à ce travail (1), je préfère, au lieu de remerciements, exprimer simplement ma sincère amitié, née au cours du travail fait en commun.

(1) Toutes les expériences relatées dans les chapitres II, IV et VI et dans la première partie du chapitre III, ont été faites en collaboration avec RUDEANU; celles relatées dans la deuxième partie du chapitre III et dans le chapitre V en collaboration avec H. H. JASPER.

INTRODUCTION

A la base même de ce travail et dans toutes les pages qui le composent se trouve la notion de « chronaxie ». Le sens de cette notion et son importance dans la théorie du fonctionnement général du système nerveux, indiquée dès 1907 par L. LAPICQUE, sont des questions aujourd'hui trop connues des physiologistes pour qu'il soit nécessaire de les préciser ici. Le lecteur peut se rapporter sur ce sujet, s'il le désire, aux exposés d'ensemble qu'en a tracé LAPICQUE lui-même (49, 50, 52, 53).

Mais au cours de ces dernières années la découverte faite par L. et M. LAPICQUE des phénomènes dits de subordination, a enrichi la notion de chronaxie de significations nouvelles, et montré que son rôle dans le fonctionnement du système nerveux était plus important qu'on ne pouvait le prévoir.

Il nous paraît intéressant et peut-être utile de tracer ici l'histoire des recherches récentes, moins connues dont beaucoup même sont encore à l'étude, et qui ont trait à ces phénomènes de subordination.

I. — NAISSANCE DE LA NOTION DE CHRONAXIE DE SUBORDINATION. DÉFINITION.

APPLICATION AU FONCTIONNEMENT DU SYSTÈME NERVEUX

La plupart des recherches, échelonnées de 1903 à 1923, qui permirent à L. LAPICQUE d'édifier les fondements de sa théorie du fonctionnement du système nerveux avaient été effectuées systématiquement sur des préparations neuro-musculaires isolées ou sur des animaux privés de leurs centres nerveux supérieurs. C'est dans ces conditions qu'avait été établie la loi fondamentale déterminant l'iso-chronisme neuro-musculaire ou inter-neuronique comme condition de passage de l'influx nerveux.

Or, de 1917 à 1923, BOURGUIGNON, dressant un minutieux catalogue des chronaxies au point moteur (1) des différents muscles de l'homme, prises dans des conditions normales, aboutit à cette conclusion que les différents muscles qui concourent à un même mouvement ont la même chronaxie, mais que, entre 2 groupes de muscles ayant une action antagoniste, les chronaxies sont dans le rapport de 1 à 2. (Cette relation très importante, dite Loi de BOURGUIGNON, sera souvent citée dans ce travail.) Par analogie avec les recherches effectuées sur l'animal, on avait considéré cette relation comme le résultat d'une propriété des muscles et des nerfs périphériques (10-11).

Or, une série de faits expérimentaux et cliniques amena L. LAPICQUE à se demander si l'on n'avait pas eu tort d'admettre que le rapport de 1 à 2 entre les chronaxies des antagonistes était d'origine essentiellement périphérique.

En 1933, M^{me} LAPICQUE, recherchant si l'activité des centres n'entraînait pas une modification systématique de la chronaxie, étudia la chronaxie du sciatique gastrocnémien comparativement sur une grenouille d'abord intacte, puis ayant subi une section de l'axe nerveux; elle observa, dans ces conditions, que la chronaxie du nerf en relation avec les centres était plus petite que celle du même nerf séparé des centres, et elle localisa le niveau de la section entraînant ce changement de chronaxie entre les hémisphères et les lobes optiques. Elle obtint également une chronaxie plus grande chez une grenouille chloroformée que chez une grenouille normale. Elle conclut que l'activité de l'encéphale moyen a pour effet de diminuer la chronaxie du nerf (59). L. et M. LAPICQUE retrouvèrent le même phénomène

(1) Afin d'éviter toute ambiguïté, il importe de signaler dès le début de cet exposé que les chronaxies mesurées au point moteur caractérisent l'excitabilité du neurone moteur et non celle du muscle; les caractères chronaxiques de ce dernier sont en effet indépendants des variations qui, comme nous le verrons par la suite, peuvent se produire dans le nerf moteur. En conséquence chaque fois que, au cours de ce travail, citant différents auteurs ou nous-mêmes, nous parlerons de « chronaxie au point moteur » ou même de « chronaxie des muscles antagonistes », il ne saurait être question d'autre chose que de chronaxie nerveuse.

5 ans plus tard, chez le triton (56) où ils virent que les chronaxies des muscles antagonistes des pattes étaient dans le rapport de 1 à 2 chez l'animal intact et de valeur égale chez le même animal après section de la tête.

D'autre part des recherches clinique de MARINESCO et BOURGUIGNON (73) puis MARINESCO, SAGER et KREINDLER (75) sur les chronaxies des muscles antagonistes chez les sujets parkinsoniens mirent en évidence sous des influences pathologiques et pharmacodynamiques des variations de ces chronaxies, qui tendaient à faire croire « que le rapport normal entre les chronaxies des agonistes et des antagonistes est réglé par un mécanisme nerveux réflexe végétatif ».

L. et M. LAPICQUE reprirent systématiquement la question chez la grenouille, puis chez le chien (56), et ils virent que le rapport de 1 à 2 entre les chronaxies des antagonistes disparaissait par section du bulbe ou du sciatique ou par un certain degré de narcose. Ils purent alors conclure formellement que : « le rapport de 1 à 2 entre les chronaxies des antagonistes résulte, non d'une propriété des muscles ou des nerfs périphériques mais d'une action des centres encéphaliques » (56 p. 99) et que chaque filet moteur pouvait posséder 2 chronaxies :

a) l'une, de valeur constante, déterminée par la structure et la constitution protoplasmique du neurone moteur; c'est celle que l'on observe sur le nerf isolé des centres ou à certains stades de l'anesthésie et que LAPICQUE appella *chronaxie de constitution*.

b) l'autre, variable d'un instant à l'autre, imposée par les centres supérieurs, c'est celle que l'on mesure sur l'animal intact ou simplement privé du cortex et qu'il appela *chronaxie de subordination*.

Grâce à cette notion de subordination, la théorie du fonctionnement du système nerveux basée sur la chronaxie venait de faire un grand pas.

En effet la nécessité d'un accord chronologique entre certaines propriétés physiques de l'influx nerveux et

celles du neurone moteur expliquait bien qu'un influx centrifuge, réglé pour une constante de temps déterminée, celle d'un extenseur par exemple (que depuis la loi de BOURGUIGNON on savait différente de celle du fléchisseur) n'atteigne que cet extenseur, à l'exclusion de tout autre muscle, mais cet accord, si on l'admettait établi une fois pour toutes, ne laissait aucun jeu, aucune souplesse, aucune fantaisie possible, à cette mécanique pourtant si souple, si complexe, si perfectionnée, qui permet la vie de relation des êtres vivants supérieurs. Pour ne citer qu'un exemple, cette théorie était en défaut quand il s'agissait d'expliquer le phénomène connu sous le nom de l'inversion des réflexes, étudié par SHERRINGTON et par MAGNUS (72) et qui consiste en ce fait qu'une même excitation peut provoquer la flexion ou l'extension de la patte suivant la position du membre au moment de l'excitation. Autant il est difficile d'expliquer ce phénomène si l'on considère la valeur des chronaxies comme immuable, autant il devient aisé de le faire si l'on peut démontrer que les chronaxies des extenseurs et des fléchisseurs changent, elles aussi, avec la position du membre, et que l'influx nerveux, réglé sur une constante de temps donnée trouvera accordé sur cette même constante de temps tantôt le neurone moteur de l'extenseur, tantôt celui du fléchisseur.

C'est cette démonstration que firent sur la grenouille, dès 1928, L. et M. LAPICQUE (57). Ils mirent en évidence que les chronaxies des nerfs innervant le tibial et le gastrocnémien étaient modifiées en sens inverse par la position du pied par rapport à la jambe. Ils montrèrent que ces variations de chronaxie dues à l'attitude devenaient beaucoup moins amples quand on sectionnait le bulbe et disparaissaient totalement par section des nerfs lombaires. Ils prouvèrent que l'origine proprio-ceptive du réflexe réglant ces changements est dans la tension du muscle intéressé.

Se basant sur ces faits, LAPICQUE était alors en mesure

de proposer une hypothèse du fonctionnement du système nerveux dans laquelle les variations de chronaxie imposées par les centres aux neurones moteurs aiguilleraient l'influx nerveux partant des centres vers tel muscle ou tel autre suivant la chronaxie du neurone moteur de ces muscles. Tant que l'aiguillage se fait normalement, les mouvements s'effectuent eux aussi normalement, c'est-à-dire d'une façon harmonieuse et coordonnée. Lorsque cet aiguillage cesse, la coordination des mouvements cesse en même temps.

II. — RECHERCHES RÉCENTES SUR LES PHÉNOMÈNES DE SUBORDINATION.

Pendant les cinq années qui se sont écoulées depuis 1928, date à laquelle LAPICQUE définit et exposa ce qu'il entend par subordination, un certain nombre de recherches ont été effectuées qui sont venues étayer les hypothèses énoncées par LAPICQUE, confirmer les phénomènes qu'il avait entrevu et signalé dès ses premières notes, qui ont étendu et tenté d'approfondir la notion de subordination.

Les premières recherches avaient établi sur les neurones moteurs périphériques des mammifères (chien), des poissons et des batraciens, l'existence d'une chronaxie de subordination liée à la présence des centres. Les travaux qui ont suivi cette découverte ont eu pour résultats de mettre en évidence ce phénomène sur des neurones autres que les neurones moteurs, de le retrouver sur le système nerveux des invertébrés, d'établir un rapport toujours plus étroit entre le comportement de l'animal et les phénomènes de subordination; ils ont cherché d'autre part à préciser le rôle des différentes parties du système nerveux dans cette régulation des chronaxies et tenté enfin de fournir une explication physique de cette action des centres.

Nous allons passer en revue ces différents travaux; nous exposerons ensuite le plan général des recherches entreprises par nous-mêmes.

a) *Extension de la notion de subordination aux différents neurones du système nerveux central.*

Dans les différentes questions que nous avons envisagées jusqu'ici, nous nous sommes toujours intéressés à la chronaxie des nerfs périphériques aboutissant à un muscle de la vie de relation. Or, des recherches faites au cours de ces dernières années ont permis de constater que l'influence des centres supérieurs pouvait également s'exercer sur d'autres neurones.

1) Nous parlerons d'abord des *neurones intercalaires* jouant un rôle d'articulation entre les neurones sensitifs et moteurs dans les réflexes médullaires.

On sait que certains réflexes médullaires présentent, quand on les étudie sur un animal dont les centres ont été détruits, la caractéristique de ne pouvoir être obtenus par une seule stimulation de la fibre sensitive : pour les faire apparaître il est nécessaire de répéter le stimulus à un rythme suffisamment rapide; les réflexes de ce type ont été appelés par L. LAPICQUE réflexes « itératifs » par opposition aux réflexes dits « d'emblée » que l'on peut obtenir au moyen d'un stimulus unique.

L'étude chronaxique, d'ailleurs très complexe de ces arcs réflexes itératifs, a pu montrer que la fibre motrice et la fibre sensitive étaient sensiblement isochrones (19-54). LAPICQUE a fait alors l'hypothèse suivante : la fibre sensitive aboutirait dans la moëlle à un neurone de chronaxie beaucoup plus grande que la sienne propre. C'est au moyen de un ou plusieurs de ces neurones intercalaires à grande chronaxie que s'effectuerait la jonction entre le neurone moteur et le neurone sensitif et c'est l'hétérochronisme existant entre le neurone sensitif et le ou les neurones intercalaires qui imposerait la répétition des stimuli comme condition de passage de l'influx nerveux. Ceci étant la généralisation au cas particulier des réflexes des lois générales régissant le fonctionnement des systèmes itératifs (48).

En acceptant cette hypothèse, on peut admettre que si, par un processus quelconque, la chronaxie de ce ou de ces neurones intercalaires devient égale à celle du neurone sensitif, le réflexe pourra être obtenu au moyen d'un stimulus isolé : le réflexe aura changé de type. C'est en effet ce qu'a pu obtenir Mme MAZOUÉ par application locale de cocaïne sur la moëlle (76), ACEVEDO par action de l'ion brome (à la dose de 2,5 gr. de Na Br pour une grenouille de 30 gr.) (1), c'est également ce qu'a obtenu VAHL par injection de caféine à une grenouille spinale, au cours d'expériences sur lesquelles nous aurons d'ailleurs à revenir (105).

Or, et c'est là que le phénomène touche à la question qui nous intéresse, il semble que l'activité des centres peut produire cet abaissement de chronaxie du neurone intercalaire. La grenouille thalamique diffère en effet, entre autres caractères, de la grenouille spinale par une diminution du pouvoir de sommation dans le réflexe médullaire croisé et par l'efficacité du stimulus unique dans la production de ce réflexe. Les centres sous-corticaux, libérés de l'action de l'écorce, auraient donc pour action de diminuer la chronaxie du neurone intercalaire. Cette modification de la chronaxie d'un neurone par l'activité d'un centre peut être homologuée aux changements de chronaxie constatés sur les neurones moteurs périphériques et considérée comme un véritable phénomène de subordination.

2) Une autre série de recherches portant sur les chronaxies des *neurones corticaux* a pu mettre en évidence des changements de ces chronaxies sous des influences diverses.

Le phénomène fut observé pour la première fois en 1927 par A. et B. CHAUCHARD (20), qui constatèrent que les chronaxies des zones corticales motrices étaient beaucoup plus grandes chez des animaux anesthésiés que chez des animaux intacts, puis par RIZZOLO (83) qui montra qu'on peut modifier systématiquement ces chronaxies par des actions périphériques (refroidissement,

excitations cutanées électriques, etc.), par KAJIWARA qui vit, premièrement, que les chronaxies des zones corticales provoquant les contractions de muscles antagonistes sont, comme les chronaxies des neurones moteurs, dans le rapport de 1 à 2, deuxièmement que ce rapport se modifiait ou disparaissait sous l'influence de l'alcool (45); récemment enfin par les CHAUCHARD et DENIS-SOF qui précisèrent les répercussions des excitations thermiques périphériques sur les chronaxies de l'un et l'autre hémisphère (23).

b) Extension de la notion de subordination au système nerveux des invertébrés.

Le phénomène de changement de chronaxie, de « métachronose » suivant l'expression proposée par L. LAPICQUE, est donc un phénomène qui paraît caractériser de façon générale les différents neurones du système nerveux central des vertébrés. Il est très intéressant de constater qu'il peut être observé dans toute la série animale.

Dès 1929, c'est-à-dire un an après avoir défini le phénomène de subordination, L. et M. LAPICQUE se demandèrent si l'on pouvait trouver chez les invertébrés l'homologue de ce phénomène. Leurs recherches leur montrèrent qu'il se trouvait en effet dans le système nerveux des céphalopodes des éléments nerveux susceptibles de changer de chronaxie : c'est ainsi que chez le calmar, la chronaxie du ganglion étoilé est 2 à 3 fois plus petite sur l'animal intact qu'après section du connectif réunissant ce ganglion aux centres supérieurs.

D'autre part, en 1931, DUBUISSON (28) mesurant les chronaxies des cordons ganglionnaires, des nerfs latéraux cardiaques ou du myocarde même de la limule, vit que ces chronaxies s'allongent considérablement si le nerf ou le muscle est privé de communication avec les cellules ganglionnaires, et admit avoir affaire à un phénomène de subordination telle que l'a définie LAPICQUE.

Peu après, c'est sur l'escargot que M. LAPICQUE observa une modification de la chronaxie des filets moteurs de la région caudale par une section séparant ces filets des ganglions sus-œsophagiens (61).

Les plus récentes recherches ont été effectuées sur le crabe. D'une part, A. et B. CHAUCHARD ont montré que la chronaxie des nerfs moteurs des pattes ambulatrices est plus grande quand ce nerf est isolé des centres; ils constatèrent en effet que la chronaxie des nerfs moteurs augmentait après section des ganglions cérébroïdes et pouvait s'élever encore après section du centre sous-œsophagien, mettant ainsi en évidence une sorte de hiérarchie des centres (21). D'autre part, H.-H. JASPER, grâce à la mise au point d'une technique délicate et à l'emploi d'électrodes moins polarisables que le simple fil d'argent chloruré, a pu, lui aussi, étudier l'action des centres nerveux sur la fonction du temps dans l'excitabilité des nerfs moteurs des pinces; il a pu établir que les temps d'excitation de ces nerfs (que l'auteur n'ose appeler chronaxies car ils font partie d'un complexe de sommation) étaient augmentés par section des centres. Il lui semble également observer différents degrés de subordination, peut-être sous la dépendance des différents étages du système nerveux (41).

Ce dernier point de vue nous conduirait à parler des travaux ayant trait au rôle des différentes portions du système nerveux en tant que centres de subordination. Mais nos travaux personnels touchant justement ce sujet, nous l'exposerons en même temps que nos propres recherches.

c) Relation entre les phénomènes de subordination et la coordination des mouvements.

Le grand intérêt que présente la notion de subordination, c'est-à-dire de l'influence modificatrice des centres sur les chronaxies des nerfs moteurs, est l'application qu'on peut en tirer pour expliquer le jeu des mouvements.

La valeur des chronaxies réglant le passage de l'influx nerveux vers un muscle ou vers un autre, et les contractions provoquées par cet influx étant la cause des mouvements, il était logique de penser, *a priori*, qu'il dut y avoir une relation étroite entre les phénomènes de subordination, et tout ce qui concerne les mouvements et leur coordination, c'est-à-dire tout ce qui concerne le choix fait par l'influx nerveux des muscles devant se contracter.

C'est cette relation qu'a cherché à préciser toute une récente série de recherches ayant à sa base les expériences déjà citées sur les muscles antagonistes du chien (56). Ces premières expériences avaient montré à L. et M. LAPICQUE que, sous un certain degré de narcose par l'éther, les chronaxies des muscles antagonistes s'égalisent; or ce même degré de narcose était celui qui correspondait à une complète suppression de mouvements spontanés et coordonnés de l'animal. Les travaux qui suivirent eurent pour but de confirmer cette observation qu'il ne peut y avoir de mouvement coordonné quand il n'y a pas subordination.

KAJIWARA, en collaboration avec L. LAPICQUE (1930-58), puis seul (1931-45), la vérifia sur la grenouille, le lapin, le chien et l'homme soumis à l'influence de l'alcool : chaque fois que la narcose alcoolique entraînait une perte de coordination, il constata que les chronaxies des muscles antagonistes s'égalisaient.

Nous nous sommes nous-mêmes, dans la plupart de nos recherches, attachés à retrouver et confirmer ces relations entre coordination et subordination (6, 7, 8, 9, 88, 89, 90, 91). Nous continuerons donc à traiter cette question dans les chapitres suivants.

Il convient cependant d'indiquer que l'on cherche actuellement à expliquer par les phénomènes de subordination, l'existence de coordination variée, de plasticité du système nerveux qui fait que l'être vivant est une individualité propre qui réagit suivant des modes imprévisibles.

Un bel exemple des résultats des recherches entreprises dans cette voie, est la constatation faite par H.-H. JASPER que les animaux droitiers et les animaux gauchers possèdent une organisation différente dans les valeurs des chronaxies de leurs muscles antagonistes; il est arrivé à établir en effet une règle permettant, si l'on mesure les chronaxies des antagonistes des quatre membres de l'animal, de déterminer à l'avance si son comportement sera celui d'un gaucher ou d'un droitier (38, 39, 40).

Un dernier fait, très important, ayant trait à la relation entre la subordination et le mouvement est le rôle de la posture dans la régulation reflexe des chronaxies. Ce phénomène, signalé par M. LAPICQUE en 1928 (57), a été retrouvé sur l'homme par H. LAUGIER, W. LIBERSON et B. NEOUSSIKIN (65) et étudié systématiquement sur le chien et le pigeon par A. RUDEANU et nous-mêmes (les résultats de ces recherches sont exposés en détail dans la thèse de RUDEANU, 86).

d) Essai d'interprétation physique des phénomènes de subordination.

Il nous reste à mentionner les recherches intéressantes de MONNIER et H.-H. JASPER se proposant de préciser la nature intime des phénomènes de subordination.

Ces phénomènes se traduisent, nous l'avons dit maintes fois, par des modifications de chronaxie. Mais la chronaxie n'est pas la seule caractéristique physique pouvant être recueillie pendant l'activité d'un tissu nerveux : la durée, la hauteur, la vitesse du potentiel d'action, la valeur absolue de la rhéobase, etc., etc. sont autant de phénomènes, liés d'ailleurs à la chronaxie, pouvant être étudiés.

Récemment, MONNIER et H.-H. JASPER ont entrepris de rechercher si, quand l'action d'un centre modifiait la chronaxie d'un nerf, elle ne modifiait pas en même temps d'autres caractéristiques physiques du même nerf (78, 79, 80).

Nous ne pouvons entrer ici dans le détail de ce tra-

vail (récemment publié dans la thèse de MONNIER, 77), mais nous indiquerons cependant qu'ils sont arrivés aux importantes conclusions suivantes : les phénomènes physiques, observés sur des nerfs en état de subordination, sont en tous points parallèles à ceux observés sur des nerfs soumis à un anelectrotonus : c'est ainsi que, pour ne citer que les faits principaux, ces deux états augmentent la rhéobase, diminuent la chronaxie, et diminuent également la vitesse de propagation de l'influx. Ces observations solidement étayées par des vérifications de détail ont permis à MONNIER de conclure que « tout se passe comme si l'action des centres de subordination se traduisait essentiellement par une variation de la polarisation des nerfs ».

III. BUT DES RECHERCHES PERSONNELLES.

Les différentes expériences réunies dans cette thèse ont eu pour but *de préciser par différents moyens quelques-unes des conditions d'existence, d'apparition ou de disparition des phénomènes de subordination.*

Nous avons vu qu'il y avait différents moyens de mettre ces phénomènes en évidence; on peut étudier, par exemple, les variations en valeur absolue de la chronaxie d'un même nerf (M. LAPICQUÉ, 59-60); on peut étudier les modifications des caractères électriques de ce même nerf (MONNIER-JASPER, 78, 79, 80); on peut étudier les modifications de l'excitabilité médullaire (VAHL, 62, 105, SCHRIEVER, 92, 93), etc., etc. Personnellement, nous avons choisi comme manifestation de subordination l'existence d'un rapport nettement différent de l'unité (1) entre les chronaxies des muscles antagonistes, et comme absence de subordination, l'égalisation de ces

(1) La valeur du rapport signifiant pour nous égalisation ou non égalisation des chronaxies des antagonistes est assez difficile à préciser. En effet, chez des animaux pris à l'état normal et par conséquent en état de nette subordination, le rapport peut, suivant les individus, ou chez un même individu suivant le moment des mesures, être très inférieur ou très supérieur à 2/1. Nous considérons en général 1,4/1 comme limite inférieure du rapport pouvant indiquer une non égalisation. Mais il est bien évident que si le rapport chez l'animal normal était par exemple de 1,5/1 un rapport de 1,4/1 signifiera presque un état normal, alors qu'il signifierait presque une égalisation si le rapport initial était de l'ordre de 2,5/1.

mêmes chronaxies. C'est la valeur de ce rapport qui nous a intéressés plus que les valeurs absolues des chronaxies. Il est presque certain que les variations de ces valeurs absolues doivent avoir en elles-mêmes une signification physiologique. Mais dans ces problèmes très complexes, il convient de passer du simple au compliqué, et il faut contribuer à établir les grandes lignes du schéma général du fonctionnement du système nerveux, par le jeu des phénomènes de subordination, avant que puissent être abordés les problèmes plus délicats : l'étude des rouages terminaux et des nuances.

Le jeu des rapports des chronaxies des antagonistes, qui est une des manifestations les moins difficiles à saisir des phénomènes de subordination, fait partie des phénomènes qui sont à la base même de ce fonctionnement général puisque nous avons vu qu'il constitue l'un des principaux facteurs qui règlent le comportement de l'animal et président à la vie de relation; il est donc important de préciser les conditions qui influent sur l'organisme de façon à faire disparaître, réapparaître ou modifier ces rapports, et de localiser, si c'est possible, la ou les portions du système nerveux qui contribuent à les produire.

Dans ce but nous avons étudié l'action sur les chronaxies, d'une part de l'administration d'anesthésiques, d'autre part de la suppression de l'activité de différentes portions du système nerveux; nous nous sommes en même temps attachés à observer le comportement de l'animal correspondant aux différents rapports de ces chronaxies, et le rôle joué par la posture.

Dans les chapitres qui vont suivre, nous décrirons, d'abord les différentes techniques que nous avons eu à utiliser au cours de ces recherches, puis la série de nos expériences sur le rôle joué par la morphine, l'écorce, la mésencéphale, la moëlle, les canaux semi-circulaires dans les phénomènes de métachronoses périphériques.

Nous exposerons enfin brièvement les conclusions qu'il est possible de tirer de ces recherches.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUES

Nous grouperons dans ce chapitre quelques remarques sur les techniques générales que nous avons eu à employer, nous réservant de signaler dans le compte-rendu des expériences certains détails trop particuliers ou certaines difficultés spéciales auxquelles nous nous sommes heurtés.

I. — CONTENTION

La question de contention des animaux est souvent embarrassante dans les expériences sur les phénomènes de subordination. Nous avons dit, en effet, que la posture était un facteur important, agissant de façon réflexe sur les chronaxies des nerfs moteurs; il est donc essentiel de maintenir l'animal étudié, aussi rigoureusement que possible, dans la même position au cours de toutes les mesures si l'on ne veut voir s'introduire des perturbations risquant de compliquer ou de masquer le phénomène particulier que l'on étudie. D'autre part, les anesthésiques (qui agissent eux aussi sur la subordination) ne pouvant être utilisés, c'est généralement sur des animaux complètement éveillés, et susceptibles par conséquent d'une grande agitation, que l'on est obligé de prendre des mesures. Enfin, ces séries de mesures elles-mêmes étant souvent de longue durée, il importe que l'animal se trouve dans une position aussi naturelle, aussi peu forcée que possible, ne gênant pas la circulation et dans laquelle l'animal ne court pas le risque de s'ankyloser ou de se blesser lui-même en se débattant contre son support ou ses attaches.

Les animaux sur lesquels nous avons opéré ont été le chien, le lapin, le pigeon et le rat.

Pour le chien nous avons généralement employé la gouttière brisée de Claude BERNARD, l'animal étant disposé en décubitus dorsal, les pattes fixées en extension, par des ficelles, le long des ailes de la gouttière. Les lapins ont été installés sur l'appareil de CZERMAK, en décubitus ventral, la tête solidement fixée sans son support, les quatre membres en extension. Pour travailler sur le pigeon, animal d'une remarquable docilité, il a suffi de lier les deux ailes à leurs racines au moyen d'une ficelle que l'on fixe sur la table d'opération, en permettant à l'animal d'être posé sur le côté gauche ou sur le côté droit; les pattes sont maintenues dans la position que l'on désire, soit par une ficelle, soit à la main; l'emploi d'un support plus perfectionné où l'oiseau reposant sur le ventre avait ses deux pattes pendantes tendues par des ficelles, a suffi, lorsque nous en avons fait l'essai, pour produire au bout de peu de temps d'immobilisation, une paralysie momentanée des pattes.

C'est au contraire un support de ce genre que nous avons utilisé pour le rat, matériel beaucoup moins fragile que le pigeon, mais beaucoup plus indiscipliné. L'animal reposait sur le ventre, dans une petite gouttière en zinc, surélevée de 8 à 10 centimètres au-dessus de son support horizontal et laissant pendre les pattes attachées en extension, par des ficelles, à des crochets fixés sur le support; la tête était également solidement maintenue dans une position fixe sur la gouttière par une ficelle entourant le museau.

Au cours de toutes les mesures, il faut s'efforcer de surveiller l'attache des membres afin de réaliser ces deux conditions qui paraissent incompatibles :

a) Maintenir le membre dans une position constante (sauf cas spécifié, en extension moyenne).

b) Leur laisser toutefois un jeu suffisant pour que l'animal se trouve dans une position quasi naturelle.

II. — ANESTHÉSQUES

Nous venons de dire que les anesthésiques modifiant les phénomènes de subordination, leur emploi était à bannir dans l'étude de ces phénomènes. La nécessité d'une intervention opératoire douloureuse ou une agitation excessive de l'animal rendant les mesures impossibles, nous ont cependant contraints d'y recourir au cours d'expériences effectuées sur le chien ou sur le rat. Il est alors indispensable d'utiliser des anesthésiques volatils qui s'éliminent rapidement et sans laisser de traces.

Aux chiens (dans les cas de trépanation, ablation ou section des hémisphères, etc.), nous avons administré du chloroforme. C'est un mode d'anesthésie difficile à pratiquer sur ces animaux lorsque, comme c'était obligatoirement le cas dans nos expériences, ils n'ont pas été morphinés au préalable : la période d'agitation est longue, celle de sommeil brève, les syncopes fréquentes. Nous l'avons cependant reconnu préférable à l'anesthésie par l'éther ou le chlorure d'éthyle dont les effets sont trop rapides et trop brusques pour permettre des opérations dont la durée dépasse quelques minutes (voir RUDEANU, thèse, 86). Avec les rats, nous avons pu employer l'éther dont l'administration est facile et l'efficacité parfaite.

Dans les cas d'opération, la nécessité de l'anesthésie était évidente, ses inconvénients nuls. Il n'en est pas de même dans les cas où nous avons été obligés d'utiliser l'anesthésie au cours même des mesures, et ce n'est que devant une impossibilité absolue de maintenir une électrode en place pendant le temps nécessaire pour effectuer une mesure de chronaxie, (c'est-à-dire de prendre successivement une rhéobase, une chronaxie, puis une nouvelle rhéobase, soit en fait 3 mesures) que nous nous sommes décidés à y recourir. Nous n'avons alors administré à l'animal qu'une dose très faible de narcotique, juste suffisante pour le « tranquilliser », et

nous n'avons jamais pris de mesures avant de nous être assurés que l'animal possédait parfaitement tous ses réflexes. Dans ces conditions, nous sommes convaincus que les légers troubles chronaxiques, en admettant qu'il en reste des traces, produits par l'éther, étaient beaucoup moins importants que ceux que provoquait l'agitation incessante du sujet.

III. — ELECTRODES

On peut utiliser différents procédés d'excitation des nerfs moteurs. Au cours de ces recherches, nous en avons utilisé trois, que nous allons décrire rapidement.

Ces trois procédés ont en commun le caractère d'être des excitations dites unipolaires, c'est-à-dire que la cathode seule est à proximité du nerf que l'on veut exciter. L'anode, non différenciée, était constituée, suivant les cas, par une large plaque d'argent chloruré placée sous le ventre de l'animal (rat) ou par une torsade de gros fil d'argent, également chloruré, introduite dans l'anus ou le cloaque (chien, lapin, pigeon).

a) Un premier procédé a consisté à placer la cathode sur le trajet du nerf même à étudier. Dans ce cas, l'électrode négative était constituée par un petit crochet en ébonite, modelé par nous-mêmes, muni à l'intérieur d'une fine gouttière au fond de laquelle se trouve un mince fil d'argent chloruré. Le nerf à étudier est découvert, isolé et chargé sur l'électrode; en général l'électrode étant très fine et très légère, il suffit de fermer délicatement avec des pinces l'ouverture par laquelle on l'a introduite, pour qu'elle se maintienne en place. C'est ce procédé que nous avons utilisé sur le pigeon, et dans quelques cas sur le rat.

b) Une autre méthode consiste à laisser intact le trajet du nerf et à faire porter l'excitation sur le point moteur, c'est-à-dire sur l'endroit même où le filet moteur pénètre dans le muscle. Dans ce but, nous nous sommes servis des électrodes utilisées et décrites pour la première fois par L. LAPICQUE (56) et constituées par un

long fil d'argent chloruré gainé sur toute sa longueur par une mince sonde uréthrale en gomme. Une petite ouverture latérale à l'extrémité de la sonde, où l'on place un petit pinceau de coton imbibé de solution physiologique, constitue la partie excitante de l'électrode. Par une boutonnière cutanée et aponévrotique (en général faite dans la région des tendons), l'électrode est introduite dans un espace intermusculaire ; on la fait alors glisser le long du muscle dont on veut observer la contraction et l'on porte des excitations, jusqu'à ce que, par tâtonnements, on amène la mèche de coton en contact avec le point moteur, ce qui est obtenu lorsque, pour une rhéobase et une chronaxie plus petites que pour tous les autres points du muscle, on observe une réponse globale et un mouvement pur. On peut, à ce moment, fixer l'électrode qui restera en place pour une série de mesures. Toutes les chronaxies chez le chien et chez le lapin ont été prises au moyen de ce dispositif.

c) Le troisième procédé que nous avons utilisé est l'excitation du nerf moteur à travers la peau. Cette méthode qui est la seule pratiquée sur l'homme, permet également sur l'animal des mesures précises quand elle est maniée par un expérimentateur un peu exercé. Nous avons souvent contrôlé les chiffres ainsi obtenus par des mesures faites directement sur le nerf et constaté que les résultats étaient dans les deux cas tout à fait comparables.

Chacun de ces trois procédés présente des avantages et des inconvénients qui s'équilibrent de telle façon qu'il est difficile de décider, quand les conditions d'expérience en laissent le choix, lequel est à préférer.

On peut reprocher au premier de nécessiter une opération souvent douloureuse ; d'autre part, que l'isolement et l'installation de la fibre nerveuse sur l'électrode entraîne toujours, si délicatement que l'on opère, des frottements, des tiraillements, de minuscules hémorragies, des modifications de la tension du nerf, qui sont

autant de facteurs pouvant agir de façon réflexe sur la subordination; enfin, et c'est là l'inconvénient le plus important de ce genre d'étude, que cette méthode, à cause des risques d'infection, s'adapte mal à la nécessité de répéter les mesures plusieurs jours de suite. Par contre, elle permet d'obtenir des mesures faciles et sûres, grâce à des seuils nets, des mouvements purs et des rhéobases stables.

La troisième méthode, c'est-à-dire l'excitation à travers la peau, présente les qualités et les défauts exactement opposés à ceux de la première. Elle ne nécessite en effet aucune intervention chirurgicale, aucune manipulation du nerf qui est maintenu dans des conditions parfaitement normales et physiologiques; elle permet de répéter les mesures aussi longtemps que l'exige l'évolution des phénomènes que l'on étudie, puisque l'animal reste absolument intact. En revanche elle rend les mesures très difficiles car, suivant les dispositions anatomiques individuelles, les troncs nerveux sont plus ou moins faciles à atteindre; l'excitation en atteint parfois plusieurs; dans ce cas le mouvement que l'on obtient est complexe et il peut être très difficile d'éliminer la contraction des muscles gênants; d'autre part, si le point fournissant un mouvement pur est souvent difficile à trouver, il peut être plus difficile encore d'y maintenir l'électrode, non seulement à cause des déplacements légers que l'opérateur est amené à imprimer involontairement à l'électrode, mais surtout à cause des mouvements imprévisibles et inévitables que fait l'animal lui-même. Pour être valables les mesures prises dans ces conditions demandent à être vérifiées un grand nombre de fois, ce qui nécessite beaucoup de patience et, ce qui est plus gênant lorsque les phénomènes à étudier sont rapides et fugaces, beaucoup de temps.

Le second procédé dont nous avons parlé, c'est-à-dire l'introduction de l'électrode jusqu'au point moteur, participe des avantages et des inconvénients des deux autres méthodes. En effet, l'opération qu'elle nécessite

est beaucoup moins importante que celle qui doit être pratiquée pour isoler le nerf lui-même, elle est superficielle, a lieu généralement dans la région des tendons et elle est si peu douloureuse qu'on peut l'effectuer rapidement sur l'animal non anesthésié sans qu'il réagisse; un autre avantage important est que tout en laissant le nerf intact elle permet d'obtenir des mouvements purs et des seuils nets puisqu'elle fait porter l'excitation au point moteur même. Mais, comme l'excitation à travers la peau, elle nécessite souvent de très longs tâtonnements avant de réussir à placer l'électrode sur ce point moteur; position qui, en outre, est difficile à maintenir. D'autre part, comme dans la méthode par isolement du nerf, les mesures ne peuvent guère être prises plusieurs jours de suite à cause des risques d'infection que peut entraîner l'introduction de l'électrode à l'intérieur du membre étudié. Enfin, ce procédé n'est facilement applicable qu'à de gros animaux, tels que le chien ou le lapin, dont les membres sont assez longs, les muscles assez puissants pour maintenir en place la longue électrode; chez de petits animaux tels que le rat ou le pigeon nous n'avons pu l'utiliser.

En général, la nature de l'expérience oblige à choisir l'une ou l'autre de ces méthodes.

a) Quand on doit étudier longtemps l'évolution des chronaxies sur un même animal (répercussion d'une ablation de centres, étude suivie du comportement), il est indispensable d'utiliser l'excitation à travers la peau qui seule permet de répéter les mesures pendant des semaines ou des mois si cela est nécessaire.

b) Quand on observe un phénomène rapide demandant peu de mesures (tel que l'action d'un anesthésique) on a tout intérêt à utiliser les électrodes en gomme introduites au point moteur, procédé donnant des mesures plus sûres qu'à travers la peau, et plus physiologique que celui qui consiste à charger le nerf sur des électrodes.

c) Il est préférable cependant d'utiliser cette dernière méthode dans l'étude des phénomènes rapides, mais demandant de très nombreuses mesures et une grande stabilité de l'électrode (par exemple l'établissement par points d'une courbe capacité-voltage).

IV. — CIRCUIT D'EXCITATION

Dans la plupart de nos expériences nous nous sommes servi du montage classique pour la mesure des

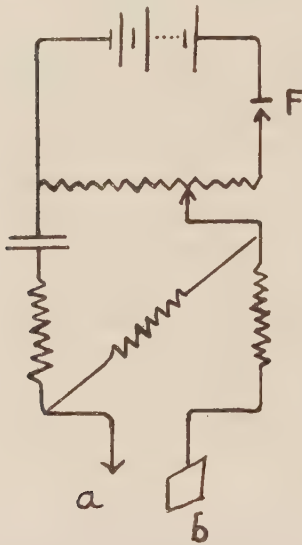


Fig. 1

chronaxies par décharge de condensateur, trop souvent décrit pour qu'il soit nécessaire de le décrire à nouveau ici (voir L. LAPICQUE, 49). Ce circuit comprenait une batterie d'accumulateurs variant de 2 à 30 volts, un réducteur de potentiel gradué en $1/200$ du voltage total (les rhéobases indiquées dans nos expériences sont donc toujours exprimées en $1/200$ de la source), des condensateurs variant de $1/1000$ de microfarad à 2 microfarads, et un circuit de décharge résistant de 10.000 ohms, auquel on pouvait ajouter 10.000 ohms en série avec le sujet.

Dans quelques séries de mesures, nous avons utilisé un montage un peu différent (*fig. 1*) dans le but de faire passer le courant à travers le tissu à chaque stimulus alternativement dans un sens puis dans l'autre afin d'éviter les phénomènes très gênants de polarisation. A la fermeture de l'interrupteur F, le courant charge le condensateur et traverse le tissu de *a* vers *b*; à l'ouverture le courant de décharge du condensateur traverse le tissu de *b* vers *a*. Pour des intensités peu supérieures à l'intensité liminaire, on observe une secousse sous

l'électrode différenciée seulement quand cette électrode est négative (CARDOT et LAUGIER, 17, 18), c'est-à-dire quand on ouvre l'interrupteur F. Un avantage secondaire de ce dispositif est que le condensateur reste en charge jusqu'à l'instant précis où il se décharge dans le tissu, ce qui évite toute fuite pouvant fausser légèrement les mesures.

Toutes les mesures de chronaxies données dans ce travail sont exprimées en 1/1000 de microfarad.

V. — DIFFICULTÉS RENCONTRÉES AU COURS DE L'ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES DE SUBORDINATION

Il nous reste maintenant à dire quelques mots des difficultés auxquelles on se heurte le plus fréquemment dans l'étude de la subordination. Ce paragraphe, qui indique quelques-unes des raisons pour lesquelles beaucoup de chercheurs, se trouvant dans la quasi-impossibilité de reproduire systématiquement les phénomènes de subordination, ont nié leur existence (voir LAMBERT, SKINNER et FORBES, 47), est à notre avis très important. Ainsi que nous l'avons dit, nous avons cherché, au cours de ce travail, à préciser les conditions provoquant des variations dans le rapport des chronaxies des muscles antagonistes. Le problème serait relativement facile à résoudre s'il était possible de placer l'animal d'expérience dans des conditions de stabilité telles que l'on puisse étudier avec certitude l'action d'un seul facteur : ne faire varier à un moment déterminé qu'une seule variable, c'est là un principe essentiel dans toute recherche expérimentale. Mais ce principe, qui est souvent difficile à appliquer dans le domaine des sciences physiques et beaucoup plus difficile encore dans celui de la biologie, est presque irréalisable dans le domaine très particulier des phénomènes de subordination qui, de par leur essence même, exigent d'être étudiés sur des animaux non anesthésiés, c'est-à-dire soumis aux incessantes variabilités qui caractérisent la vie nerveuse elle-même.

Si l'on considère en effet que, d'après les théories aujourd'hui très solidement établies de L. LAPICQUE, ce phénomène d'aiguillage d'accord chronologique, est l'un des principaux facteurs par le jeu desquels s'expliquent la vie de relation et toute l'infinité de mouvements spontanés ou provoqués dont est capable un organisme aussi complexe qu'est par exemple celui de l'homme, on se rend immédiatement compte que ce phénomène ne saurait être lui-même qu'infiniment complexe, sinon dans sa nature, du moins dans ses manifestations.

La position de l'animal (LAUGIER, LIEBERSON et NEOUSSIKIN, 65; BONVALLET et RUDEANU, 81, 90), la douleur (MONNIER et JASPER, 78), le choc (id.), l'effort (ALEXIU, 2), la fatigue (BOURGUIGNON et LAUGIER, 12), l'agitation, l'émotion (TOULOUSE, D'HEUQUEVILLE et NEOUSSIKIN, 101), le tremblement (BOURGUIGNON, 11), peut-être le sexe et pour les femelles l'état de période sexuelle, les conditions de nutrition de l'animal jusqu'au jour de l'expérience, l'état de tension de ses muscles pendant les mesures (L. et M. LAPICQUE, 52), de ses nerfs si on les charge sur les électrodes (BAYER et STICHS, 4), la température, la circulation locale (BOURGUIGNON, 11), sont autant de causes de variations physiologiques du phénomène que l'on veut étudier et en face desquels l'expérimentateur se trouve souvent impuissant. Il faudrait pouvoir les préciser, les faire apparaître ou disparaître à volonté, connaître leurs actions respectives et en tenir compte, mais c'est là chose difficile et il faut se résoudre en général à n'observer qu'une résultante complexe de l'enchevêtrement et des interréactions de ces diverses influences. A ces difficultés viennent s'ajouter souvent celles de la prise des mesures elles-mêmes. Nous avons déjà dit que pour obtenir des chronaxies exactes sur un animal éveillé ne conservant une position déterminée que quelques secondes, il fallait et une grande patience et une grande habitude : « La mesure des chronaxies à travers les téguments est une opération délicate

qu'on ne réussit pas du premier coup quand on n'est pas rompu aux explorations électriques. Mais lorsqu'on a bien en main la technique, lorsqu'on connaît toutes les causes d'erreur à éviter, dans le détail desquels la pratique seule permet d'entrer, on est étonné de la précision à laquelle on arrive. » Ces remarques de BOURGUIGNON (11) s'appliquent très exactement aux mesures de la chronaxie de subordination.

Si j'ai insisté ainsi sur les difficultés que l'on rencontre sans cesse dans l'étude des états de subordination, c'est pour expliquer que ces phénomènes aient pu échapper à certains travailleurs qui les ont recherchés peut-être trop hâtivement. Des travaux de ce genre ressortissent en effet un peu du domaine de la statistique et pour se faire une opinion exacte sur le rôle joué par un poison ou par un centre déterminé il est indispensable d'accumuler un très grand nombre de mesures et d'expériences. A cette condition seulement, les variations dues à des influences étrangères gênantes, qu'on ne peut supprimer, ne peuvent donner un sens général aux mesures car elles diffèrent d'une expérience à l'autre, et seul le facteur que l'on fait varier systématiquement dans toute la série d'expériences imprime aux phénomènes observés une allure prépondérante qui correspond à son influence propre.

CHAPITRE II

ACTION DE LA MORPHINE SUR LA REGULATION DES CHRONAXIES DE SUBORDINATION

Nous avons dit (p. 11) que les premières recherches de L. LAPICQUE avaient montré que, dans l'anesthésie générale profonde, les chronaxies des muscles antagonistes prises au point moteur (1) s'égalisaient. Les recherches de KAJIWARA (45) ont peu après mis en évidence, sous une narcose par l'alcool plus ou moins poussée, un rapprochement et une égalisation des chronaxies. Il était donc établi que certains poisons pouvaient faire disparaître la subordination. Mais, encore que bien indiquée, l'existence de ce phénomène nécessitait toutefois pour être généralisée d'être confirmée par l'essai d'autres anesthésiques. C'est pourquoi nous avons commencé nos recherches par l'étude du rôle d'un poison sur la chronaxie des muscles antagonistes.

La morphine, poison du système nerveux central utilisé en thérapeutique à cause de son action élective pour diminuer les sensations douloureuses sans sommeil provoqué, nous semblait présenter un intérêt particulier. En effet, administré à la dose habituellement pratiquée sur les animaux de laboratoire dans l'anesthésie double, morphine-chloroforme, ce poison, tout en plongeant l'animal dans un état de prostration, ne produit pas de sommeil profond : l'animal morphiné possède la plupart des réflexes et il est susceptible d'accomplir, difficilement d'ailleurs, certains mouvements coordonnés. On ne pouvait donc dire, *a priori*, si l'action de ce poison sur les phénomènes de subordination, serait la même que celle du chloroforme. Au cas où la

(1) Voir page 1 remarque 1.

morphine eut laissé persister l'état de subordination, son emploi, fournissant un moyen d'anesthésie relative se serait révélé très intéressant pour l'étude même de cet état en permettant de pratiquer des opérations ou de prendre des mesures sur des animaux complètement éveillés.

Dans une note de 1924 (14), BREMER et RYLANT disaient s'être assurés que, sur le chien, la narcose morphine — alcool — chloralose — éther ne modifiaient pas les chronaxies nerveuses (14). Nous avons à notre tour recherché systématiquement l'action de la morphine sur les chronaxies au point moteur des muscles antagonistes.

TRAVAUX PERSONNELS

I. — TECHNIQUE

Nos recherches ont porté sur le chien et sur le lapin.

Nous renvoyons, pour la description générale des techniques employées, au chapitre précédent; sur le chien comme sur le lapin nous avons utilisé pour les mesures de chronaxie la méthode de l'excitation au point moteur par les électrodes en argent chloruré gainé dans une sonde en gomme (p. 26). Nous décrirons seulement le mode d'accès aux points moteurs.

a) Chez le chien les groupes de muscles antagonistes explorés ont été, d'une part le vaste interne et le *semi-tendineux*, d'autre part les fléchisseur et extenseur des orteils des pattes postérieures.

Pour atteindre au point moteur du vaste interne, la peau est incisée sur la face interne de la cuisse, parallèlement au bord oral et à quelques centimètres de ce dernier, environ à distance égale du pli inguinal et du genou : on découvre ainsi la région située entre les deux chefs du couturier, en les séparant, on peut glisser l'électrode entre le vaste et le droit antérieur de la cuisse, et, en la dirigeant obliquement en haut et en dedans, atteindre le point moteur situé à peu près au quart proximal du muscle.

Pour parvenir au point moteur du semi-tendineux, la peau est incisée sur la face caudale de la cuisse, dans la dépression formée entre le biceps crural et le semi-tendineux, à égale distance de la tubérosité de l'ischion et du creux poplité. En enfonçant l'électrode entre les deux muscles et perpendiculairement à leur surface découverte, on atteint le point moteur à 1 cm. 5 ou 2 cm. 5 de profondeur, et à la moitié de la longueur du semi-tendineux.

L'accès au point moteur du long extenseur et du fléchisseur commun des orteils a été bien décrite par KAJIWARA, puis par RUDEANU dans leurs thèses auxquelles nous renvoyons (45-87). Nous rappelons seulement que l'incision est faite au niveau du cou-de-pied, entre le tendon d'Achille et le bord interne du tibia. Après avoir incisé les gaines aponévrotiques il suffit, pour atteindre les points moteurs, de glisser une des électrodes entre les tendons du tibial antérieur et de l'extenseur, l'autre le long de la face externe du fléchisseur profond.

Chez le lapin, où nous n'avons d'ailleurs exploré que le groupe antagoniste des fléchisseur et extenseur des orteils, la disposition anatomique est exactement la même que chez le chien. Nous avons utilisé pour travailler sur cet animal des électrodes beaucoup plus fines et beaucoup plus souples que celles que nous avons utilisées pour le chien.

Nous rappelons que ces opérations (qui consistent presque uniquement en une incision de la peau) sont peu douloureuses et peuvent se pratiquer en quelques minutes, introduction des électrodes comprise, sans aucune anesthésie. Une fois mises en place, les électrodes sont maintenues par une ligature afin d'être rendues solidaires des mouvements possibles du membre étudié et par conséquent à peu près fixes par rapport au point moteur.

En général, une série de mesures est prise sur l'animal intact, puis la morphine est administrée et l'on suit l'évolution des chronaxies.

II. — RÉSULTATS

a) Expériences sur le chien.

Nous avons opéré sur 14 chiens. Les résultats numériques de ces expériences se trouvent dans les tableaux 1 et 2.

TABLEAU N° 1

	Vaste interne		Semi-tendineux	
	Rh (1)	τ (1)	Rh	τ
CHIEN N° 1 :				
Animal normal	14	22	21	37
Injection de 1 cgr. de morphine sous-cutanée, par kilog :				
53 minutes après	22	24	26	15
60 »	17	15	17	16
1 h. 40 »	17	15	16	16
2 h. 25 »	17	14	10	22
2 h. 40 »	20	19	10	27
2 h. 50 »	23	22	12	30
3 heures »	19	17	12	26
3 h. 15 »	16	15		

Les chronaxies se sont égalisées environ 1 heure après l'injection; 3 heures après l'injection, elles présentent l'écart initial, mais se sont inversées.

CHIEN N° 2 :				
Animal normal	24	18	12	25
Injection de 2 cgr. de morphine sous-cutanée par kilog :				
50 minutes après	26	13	19	15
1 h. 20 »	20	19	18	20
1 h. 45 »	24	19	20	18
2 h. 45 »	20	18	21	18

Les chronaxies se sont égalisées environ 1 h. 20 après l'injection. Elles l'étaient encore 2 h. 45 après.

CHIEN N° 3 :				
Animal normal	8	26	15	46
	11	23	13	18
Injection de 1 cgr. de morphine sous-cutanée par kilog :				
45 minutes après	20	19	20	30
1 h. 15 »			22	17
1 h. 45 »	17	17	17	34
2 h. 05 »	19	16	18	37
2 h. 30 »	24	16	26	34

Les chronaxies se sont égalisées, fugacement, 1 h. 15 environ après l'injection.

(1) Rh = rhéobase en volts.

τ = chronaxie en 1/1000^e de microfarad.

CHIEN N° 4 :

Animal normal	11	17	20	34
	30	26	16	40
Injection de 2 cgr. de morphine sous-cutanée par kilog :				
45 minutes après	25	39	27	20
1 h. 40 »	30	48	30	19
2 h. 05 »	32	38	32	38
4 heures »	28	38	34	35
4 h. 40 »	34	55	31	29

Les chronaxies, après s'être croisées, se sont égalisées 2 heures après l'injection. Leur écart n'est reparu que 4 h. 30 après l'injection.

CHIEN N° 5 :

Animal normal	15	24	19	36
Injection de 1 cgr. de morphine sous-cutanée par kilog :				
1 heure après	13	18	15	17
2 »	10	18	21	17
2 h. 20 »	19	21	17	14
3 h. 30 »	14	23	17	12

Les chronaxies s'égalisent 1 heure après l'injection; elles commencent à s'écarter environ 2 heures après.

TABLEAU N° 2

	Long extenseur des orteils		Fléchisseur com. des orteils	
	Rh (1)	τ (1)	Rh	τ
CHIEN N° 6 :				
Animal normal	11	52	8	28
Injection de 2 cgr. de morphine sous-cutanée par kilog :				
40 minutes après	22	21	19	19
1 h. 15 »	22	22	12	24
Les chronaxies sont égalisées 40 minutes après l'injection.				

CHIEN N° 7 :

Animal normal	15	56	17	21
Injection de 2 cgr. de morphine sous-cutanée par kilog :				
1 heure après	12	57	20	31
2 »	23	29	14	34
3 »	14	87	19	36
3 h. 30 »	15	70		

Les chronaxies se croisent légèrement 2 heures après l'injection. Elles s'écarteront environ 3 heures après.

(1) Rh = rhéobase en volts.
 τ = chronaxie en 1/1000^e de microfarad.

CHIEN N° 8 :

Animal normal	15	45	9	24
Injection de 2 cgr. de morphine sous-cutanée par kilog :				
55 minutes après	15	28		
1 h. 35 »	9	20	13	20
Les chronaxies sont égalisées 1 h. 30 après l'injection.				

CHIEN N° 9 :

Animal normal	6	61	10	25
Injection de 2 cgr. de morphine sous-cutanée par kilog :				
1 heure après	8	62	12	25
2 » »	9	65	10	26
Injection de 1 cgr. de morphine.				

Le chien dont les chronaxies n'ont pas été modifiées par la première injection de morphine, marche très normalement, même après la seconde injection, ne présente aucun trouble, et paraît insensible à l'action de la morphine.

CHIEN N° 10 :

Animal normal	5	68	10	38
Injection de 1 mgr. 5 de morphine intraveineuse par kilog :				
15 minutes après	15	20		
25 » »	19	17	30	17

Les chronaxies s'égalisent environ 20 minutes après l'injection intraveineuse.

CHIEN N° 11 :

Animal normal	8	45	9	31
Injection de 1 mgr. 5 de morphine intraveineuse par kilog :				
30 minutes après	18	33		
35 » »	20	32	18	29

Les chronaxies sont à peu près égalisées 30 minutes après l'opération.

CHIEN N° 12 :

Animal normal	8	38	10	22
Injection de 1 mgr. 5 de morphine intraveineuse par kilog :				
15 minutes après	12	32	9	26
20 » »	8	30		
30 » »	7	29	9	28

CHIEN N° 13 :

Animal normal	14	22	10	55
Injection de 0 mgr. 33 de morphine intraveineuse par kilog :				
4 minutes après	35	25	13	62
Injection de 0 mgr. 33 de morphine intraveineuse par kilog :				
15 minutes après	36	27	21	38
20 » »	39	22	29	42
Injection de 0 mgr. 33 de morphine intraveineuse par kilog :				
27 minutes après			30	43
30 » »	39	43	35	43

Les chronaxies ne s'égalisent qu'après 3 injections successives de 0 mgr. 33 par kilog. La dose minima paraît donc être 1 mgr. par kilog.

CHIEN N° 14 :

Animal normal	11	47	10	78
Injection de 0 mgr. 33 de morphine intraveineuse par kilog :				
12 minutes après	6	50	14	36
15 » »	4	78	16	28
20 » »	4	80	15	40
Injection de 0 mgr. 33 de morphine intraveineuse par kilog :				
30 minutes après	4	66	15	41
34 » »	5	53	15	42
35 » »	5	53		
Injection de 0 mgr. 33 de morphine intraveineuse par kilog :				
40 minutes après	5	52	16	47
47 » »	7	50		

La première injection provoque un croisement des chronaxies, la seconde les rapproche, la troisième les égalise.

Les mesures prises sur l'animal intact nous ont montré que les chronaxies du vaste étaient toujours plus grandes que celles du semi-tendineux, la moyenne du

rapport $\frac{\tau \text{ vaste}}{\tau \text{ semi-tendineux}}$ étant 1,8. La chronaxie de

l'extenseur des orteils est en général plus grande que celle du fléchisseur (8 expériences sur 10), la moyenne

du rapport $\frac{\tau \text{ extenseur}}{\tau \text{ fléchisseur}}$ prise sur ces 8 cas étant 1,9.

Deux séries d'expériences ont été faites : l'une en administrant la morphine par voie sous-cutanée, l'autre par voie intra-veineuse.

Dans ces conditions nous avons constaté régulièrement, sous l'action de la morphine, l'égalisation des chronaxies des antagonistes des pattes postérieures, cette égalisation se produisant d'ailleurs au bout de temps variables et par administration de doses que nous allons préciser.

Par voie sous-cutanée, l'égalisation des chronaxies se produit pour des doses variant de 1 à 4 cgr. de chlorhydrate de morphine par kilog, sauf dans une seule expérience où 3 cgr. en 2 doses se sont montrées inefficaces. Le temps au bout duquel cette égalisation est atteinte est en moyenne de 80 minutes, mais dans certains cas les chronaxies se sont égalisées dans un temps 2 fois moindre (exp. n° VI), alors que dans une expérience (exp. n° III) il n'a pas fallu moins de 2 h. 15 pour obtenir cette même égalisation.

Par voie intraveineuse, la dose liminaire est de l'ordre de 1 mgr. par kilog, ainsi que le prouve l'expérience n° XIII où une dose de 0 mgr. 33 s'est montrée totalement inefficace, une seconde dose identique à la première a produit seulement un rapprochement des chronaxies et où une troisième dose a été suivie par une parfaite égalisation. Les chronaxies s'égalisent au bout de temps plus rapides que quand la morphine est administrée par voie sous-cutanée, mais rarement inférieurs à 25 ou 30 minutes.

Si l'on considère l'ensemble des mesures on constate que l'égalisation des chronaxies s'est produite, d'une façon générale, au niveau de la chronaxie la plus petite. Cependant, et nous aurons d'ailleurs maintes fois l'occasion de l'observer dans les chapitres suivants, il ne paraît pas y avoir là un phénomène général, et, s'il y a une loi qui régit ces variations, nous n'avons pu la dégager au cours de nos assez nombreuses recherches. C'est ainsi que dans cette série d'expériences, sur 14 chiens examinés, nous avons observé :

9 égalisations au niveau de la petite chronaxie.
 2 égalisations au niveau de la grande chronaxie.
 2 égalisations au niveau de la chronaxie intermédiaire.

1 cas où l'égalisation ne s'est pas produite.

Voici le compte-rendu détaillé d'une expérience typique :

Expérience n° XIV. 2 juin 1931. Chien 6 kilogs.
 Source = 10 volts.

L'animal est fixé sur la gouttière. Une canule est placée dans la saphène pour l'administration ultérieure de morphine. On pratique l'incision nécessaire pour l'introduction des électrodes; ces dernières sont glissées jusqu'au point moteur, ce que l'on précise en portant des excitations avec de fortes capacités et en cherchant d'abord à obtenir un mouvement pur; puis, en enfonçant ou en tirant l'électrode, on cherche à la placer au point fournissant ce mouvement pour une intensité minimum. On fixe alors les électrodes et on laisse l'animal s'accoutumer à sa position.

Les mesures des chronaxies des antagonistes donnent à ce moment :

Extenseur		Fléchisseur	
Rh	τ (1)	Rh	τ
11	47	10	78

Quelques minutes après on reprend les mêmes mesures et on obtient

9	36	10	75
---	----	----	----

Au temps 0 on injecte à l'animal 0 mgr. 33 de chlorhydrate de morphine (soit 0 cm³ 1 d'une solution ainsi composée : 2/3 Ringer, 1/3 solution de chlorhydrate de morphine à 10 pour 1.000).

Après	5 minutes, on observe....					14	56
—	12 — — — —	6	50			16	28
—	15 — — — —						
—	17 — — — —	4	78				
—	20 — — — —	4	80			15	40

(1) En 1/1000° de microfarad.

Les chronaxies se sont rapidement croisées, puis ont repris des valeurs dans un rapport de 1/2, inverse du rapport primitif. Le comportement de l'animal paraît absolument normal.

On injecte une nouvelle dose de 0 mgr. 33.

Après	4 minutes, on observe....	4	66		
—	9 — — —			15	41
—	11 — — —	5	53	15	42
—	13 — — —	5	53		

Les chronaxies se sont rapprochées, mais sont encore entre elles dans un rapport nettement différent de l'unité. Les réflexes toniques de redressement de la tête, les seuls que l'on puisse facilement observer dans la position où se trouve l'animal, diminuent.

On injecte à nouveau 0 mgr. 33.

Après	4 minutes, on observe....	5	52	16	47
—	9 — — —	7	50		

L'égalisation des chronaxies est atteinte. L'animal est détaché de la gouttière et posé à terre : il se montre incapable de faire le moindre mouvement spontané ou provoqué des pattes postérieures.

Il est très important de rapprocher le phénomène d'égalisation des chronaxies des antagonistes des pattes postérieures du comportement de l'animal morphiné. Comme nous l'avons vu dans l'expérience que nous venons de citer, l'animal, posé à terre au moment où l'égalisation des chronaxies est atteinte, présente toujours une démarche caractérisée par la quasi-impossibilité de mouvoir les pattes postérieures. Quand il se déplace, ce qu'il fait d'ailleurs très difficilement, le train arrière reste affaissé et semble suivre passivement les pattes antérieures. Notons que dans le seul cas où une dose élevée de morphine n'a pas produit d'égalisation, l'animal a présenté une démarche absolument normale (exp. n° III). Il y a là une vérification du rapport étroit existant entre le comportement normal de l'animal et l'intégrité du rapport 1/2 des chronaxies des antagonistes d'une part, l'incoordination des mouve-

ments et l'égalisation de ce rapport d'autre part. Nous aurons fréquemment l'occasion de revenir sur ce point.

b) Expériences sur le lapin.

Les résultats ont été absolument comparables à ceux obtenus sur les chiens. Les résultats numériques sont réunis dans le tableau n° 3.

TABLEAU N° 3

	Extenseur com. des orteils		Long fléchisseur des orteils	
	Rh (1)	τ (1)	Rh	τ
LAPIN N° 1 :				
Animal normal	16	32	19	22
Injection de 0 cgr. 15 de morphine intraveineuse par kilog :				
20 minutes après	20	43	17	60
40 » »	22	46	23	27
Injection de 0 cgr. 30 :				
1 h. 25 après	27	32	26	18
Injection de 0 cgr. 30 :				
2 heures après	28	21	26	22
Les chronaxies ne s'égalisent qu'après la troisième injection.				
LAPIN N° 2 :				
Animal normal	23	39	21	22
Injection de 0 cgr. 6 de morphine intraveineuse par kilog :				
5 minutes après	22	32	18	34
10 » »	22	36	17	38
15 » »	23	38		
20 » »	24	36	18	35
35 » »	24	32	19	36
40 » »	26	27	22	28
Les chronaxies sont égalisées 5 minutes après l'injection.				
LAPIN N° 3 :				
Animal normal	25	40	18	24
Injection de 0 cgr. 6 de morphine intraveineuse par kilog :				
5 minutes après	18	45	18	20
10 » »	18	43	17	22
Injection de 0 cgr. 6 :				
15 minutes après	17	42	18	20
Injection de 0 cgr. 6 :				
25 minutes après	17	47	19	20
40 » »	17	37	19	20
L'animal ne paraît pas subir l'influence de la morphine. Les réflexes ne sont pas modifiés pendant toute l'expérience.				

(1) Rh = rhéobase en volts.

τ = chronaxie en 1/1000^e de microfarad.

LAPIN N° 4 :

Animal normal	23	24	15	35
Injection de 0 cgr. 6 de morphine intraveineuse par kilog :				
5 minutes après	19	28	20	21
15 » »	18	21	20	21
25 » »	13	20	20	40
35 » »	10	31	22	33
45 » »	12	25	23	26
50 » »	12	20	23	31
Injection de 1 cgr. 5 :				
60 minutes après	15	37	24	35
1 h. 15 »	12	23	24	14

Les chronaxies s'égalisent 15 minutes après l'injection. Quand elles commencent à se séparer, une seconde injection provoque une nouvelle égalisation.

LAPIN N° 5 :

Animal normal	25	35	27	12
Injection de 0 cgr. 6 de morphine intraveineuse par kilog :				
5 minutes après	24	28	28	13
Injection de 0 cgr. 3 :				
15 minutes après	27	24	29	14
20 » »	30	26	29	17
Injection de 0 cgr. 6 :				
35 minutes après	30	32	30	16

Les chronaxies se rapprochent légèrement après la seconde injection, mais ne s'égalisent pas.

LAPIN N° 6 :

Animal normal	14	70	30	47
Injection de 1 cgr. de morphine intraveineuse par kilog :				
5 minutes après	15	68	32	34
10 » »	15	61	33	30
Injection de 1 cgr. :				
20 minutes après	19	62	38	26
30 » »	22	43	38	22
Injection de 1 cgr. :				
45 minutes après	25	29	36	27
53 » »	21	28	36	26

Les chronaxies ne s'égalisent qu'après 3 cgr. de morphine. A ce moment, l'animal posé à terre ne fait aucun mouvement et ne ramène pas ses pattes postérieures en flexion si on les place en extension.

LAPIN N° 7 :

Animal normal	20	20	42	35
Injection de 1 cgr. de morphine intraveineuse par kilog :				
10 minutes après			52	36
15 » »	13	34	59	19
20 » »	13	35	49	26
30 » »	14	34	50	35

Les chronaxies s'égalisent lentement. L'animal posé à terre ne fait aucun mouvement.

LAPIN N° 8 :

Animal normal	25	37	33	25
Injection de 1 cgr. de morphine intraveineuse par kilog :				
5 minutes après	24	32	33	37
13 » »			39	28
20 » »	25	29	40	25

Les chronaxies se croisent légèrement et s'égalisent.

LAPIN N° 9 :

Animal normal	27	17	32	37
Injection de 1 cgr. de morphine intraveineuse par kilog :				
5 minutes après	23	27	34	32
12 » »	20	27	33	29

Les chronaxies s'égalisent rapidement.

LAPIN N° 10 :

Animal normal	39	28	37	14
Injection de 0 cgr. 6 de morphine intraveineuse par kilog :				
7 minutes après	47	22	30	18
Injection de 0 cgr. 3 :				
20 minutes après	44	19	40	19
35 » »	37	20	32	20
45 » »	38	23	28	23
50 » »	36	30	29	24

LAPIN N° 11 :

Animal normal	25	33	29	16
Injection de 0 cgr. 6 de morphine intraveineuse par kilog :				
7 minutes après	25	40	24	31
12 » »	26	35	23	30
Injection de 0 cgr. 6 :				
25 minutes après	27	40	24	37
40 » »	30	43	25	43

Egalisation lente des chronaxies qui correspond à une atonie progressive des pattes.

LAPIN N° 12 :

Animal normal	28	45	25	34
	46	41	28	24
Injection de 0 cgr. 8 de morphine intraveineuse par kilog :				
10 minutes après	35	50	34	54
25 » »	36	54	30	51

LAPIN N° 13 :

Animal normal	38	56	50	63
Injection de 0 cgr. 6 de morphine intraveineuse par kilog :				
4 minutes après			70	46
9 » »	30	52	69	53

LAPIN N° 14 :

Animal normal	36	63	51	35
Injection de 0 cgr. 6 de morphine intraveineuse par kilog :				
10 minutes après	35	67	62	42
15 » »	33	52	63	35
Injection de 0 cgr. 3 :				
20 minutes après			63	57
25 » »	33	45	53	44

Les valeurs normales des chronaxies des muscles étudiés, c'est-à-dire les fléchisseurs et extenseurs des orteils des pattes postérieures ont montré, dans 10 expériences sur 14, la chronaxie de l'extenseur plus grande que celle du fléchisseur, ce rapport étant toujours très voisin de 1 à 2.

La morphine a toujours été administrée par voie intraveineuse. La sensibilité du lapin à la morphine s'est révélée beaucoup plus faible que celle du chien, la dose moyenne produisant l'égalisation étant de 1 gr., c'est-à-dire 10 fois celle qui s'était montrée efficace pour le chien. Cette dose liminaire a d'ailleurs beaucoup varié, oscillant suivant les individus, entre 0 gr. 6 et 3 grammes.

Le temps s'écoulant entre l'injection et l'égalisation s'est montré lui aussi très variable, sa valeur la plus fréquente étant de l'ordre de 20 minutes, mais les cas

extrêmes étant de 5 minutes d'une part, de 1 heure de l'autre.

L'égalisation ne se produit pas toujours suivant des processus identiques :

Quand le rapport initial entre les 2 chronaxies est grand ($> 1,7$) la différence entre les 2 chronaxies diminue de façon progressive jusqu'à parfaite égalisation (exp. n° X).

Quand l'écart initial entre les 2 chronaxies est faible ($\leq 1,7$) les premières mesures faites après l'injection montrent que la différence entre les 2 chronaxies non seulement s'est annulée, mais encore a changé de signe, la plus petite chronaxie étant devenue la plus grande. Ce n'est qu'après cette oscillation que l'égalisation se produit (exp. n° VIII).

Voici les détails de 2 expériences caractéristiques des évolutions de chronaxies que nous venons de signaler.

Expérience n° X. 18 mai. Lapin 1 kg. 700. Source = 10 volts.

L'animal est fixé en décubitus dorsal sur la planche d'opération afin de pratiquer les incisions nécessaires. Les électrodes sont introduites et fixées. L'animal est alors placé en décubitus ventral.

On prend une première série de mesures qui donne

Extenseur		Fléchisseur	
Rh	τ	Rh	τ
4	28	37	14

On injecte alors 0 cgr. 6 par kg de chlorhydrate de morphine dans la veine marginale.

Après 3 minutes, on observe....			32	18
— 7 — — — — —	47	22	30	18

Les chronaxies se sont rapprochées, les réflexes toniques du cou diminuent.

Nouvelle injection de 0 cgr. 3 de morphine.

Après 10 minutes, on observe....	44	19	40	19
	37	20	32	21
	38	23	28	23

L'égalisation des chronaxies est parfaite. L'animal est en état de complète prostration, les réflexes toniques du cou sont abolis; posé à terre l'animal fait cependant quelques pas spontanément en déplaçant les pattes postérieures non simultanément, mais l'une après l'autre, fait très inhabituel dans sa démarche.

Expérience n° VII. 9 mai. Lapin 1 kg. 700.

Même technique que dans l'expérience précédente.

Mesures prises sur l'animal intact :

	Fléchisseur		Extenseur	
	Rh	τ	Rh	τ
Quelques minutes après	20	20	42	32
Injection de 1 cgr. de morphine.	20	20	42	35
10 minutes après			52	36
12 —			59	19
15 —	13	34		

Il y a parfaite inversion des chronaxies; les réflexes toniques du cou sont faibles.

10 minutes après			49	26
20 —	13	36		
25 —	12	35		

Les chronaxies se rapprochent.

28 minutes après			50	35
30 —	14	34		
33 —			52	36

Les chronaxies sont maintenant tout à fait égalisées. L'animal posé à terre est incapable du moindre mouvement.

Comme dans les expériences sur le chien, nous avons étudié corrélativement le comportement de l'animal et l'évolution des chronaxies. Tant que l'animal est fixé pour la prise des mesures il est impossible de suivre l'état de la coordination de ses pattes postérieures; il faut se contenter d'observer, comme l'a fait KAJIWARA dans des conditions analogues (45) pour l'étude de

l'alcool, le comportement de la tête de l'animal morphiné (d'après les recherches de VERSTEEGH sur les réflexes toniques de posture). En général, quand les chronaxies tendent à s'égaliser, la tête n'est plus redressée mais affaissée, et elle se redresse peu ou pas lorsqu'on essaie d'éveiller l'animal en frappant sur la table. Cependant nous n'avons pas toujours constaté de corrélation parfaite entre la position tonique de la tête et les chronaxies des antagonistes des pattes postérieures étudiées. Mais ce que nous avons toujours constaté, c'est que, si l'on détache le lapin immédiatement après l'égalisation des chronaxies, il présente, comme le chien, une parésie des pattes postérieures, il ne fait spontanément aucun mouvement, ne ramène pas ses pattes postérieures en flexion quand on les allonge sur le sol en extension. Dans quelques cas, aussi, ainsi que nous l'avons signalé, on provoque, quand on excite l'animal, des mouvements alternatifs des pattes postérieures. Ce fait trahit un bouleversement de la coordination habituelle de l'animal qui, quand son comportement est normal, déplace ses pattes postérieures simultanément. Signalons enfin que, dans les deux cas où la morphine n'a pas produit une égalisation des chronaxies (exp. n° III et n° V), l'animal détaché a présenté un comportement parfaitement normal.

III. — CONCLUSIONS

1) Ces résultats nous permettent de répondre à la question que nous nous posions au début que *la morphine, administrée à une dose suffisante pour plonger le chien ou le lapin dans un état de prostration pouvant faciliter des opérations ou des prises de mesures, supprime les phénomènes de subordination sur les neurones moteurs des antagonistes des pattes postérieures,*

d'où il résulte que l'emploi de cet anesthésique doit être banni dans l'étude de ces phénomènes (1).

2) La suppression de subordination dans un membre sous l'action de la morphine s'accompagne toujours de la suppression de la coordination de ce même membre (1).

(1) Au cours de récentes recherches, faites sur le chien en collaboration avec J. LE BEAU (6), nous avons recherché si l'action de la morphine était la même sur les chronaxies des pattes antérieures que celle que nous avions observée sur les chronaxies des pattes postérieures au cours des expériences relatées dans ce chapitre. Nous avons constaté que la dose de morphine, qui suffisait pour produire l'égalisation des chronaxies des membres postérieurs, augmente au contraire l'écart préexistant des chronaxies des antagonistes des pattes antérieures, cette augmentation étant produite par l'élévation de la chronaxie de l'extenseur, celle du fléchisseur restant inchangée. Ce fait est certainement en relation avec la différence de tonicité et de comportement que présentent le train postérieur et le train antérieur de l'animal morphiné et que nous avons signalé au cours des pages qui précèdent.

Nous avons rappelé au début de ce chapitre (p. 36) que BREMER et RYLANT (14) avaient observé que sur le chien la narcose morphine-alcool-chloroforme ne modifiait pas les chronaxies nerveuses. La différence entre cette observation et les résultats exposés dans ce chapitre, peut fort bien provenir de la différence des muscles étudiés : si les chronaxies des pattes antérieures ne s'égalisent pas à la dose de morphine, pour laquelle s'égalisent les chronaxies des pattes postérieures, il est possible que chez le muscle digastrique spécialement étudié par BREMER et RYLANT l'excitabilité de subordination persiste, alors que celle des neurones moteurs des pattes postérieures a déjà disparu.

CHAPITRE III

ROLE DE L'ECORCE CEREBRALE DANS LA REGULATION DES CHRONAXIES DE SUBORDINATION

Dans les chapitres précédents nous avons vu que l'anesthésie générale entraînait une disparition momentanée totale de l'écart existant normalement entre les chronaxies des antagonistes. C'est là un fait primordial, à la base de toute étude sur les phénomènes de subordination. Mais l'anesthésie par le chloroforme, par le chlorure d'éthyle, par l'éther ou même par l'alcool, atteint la majeure partie du système nerveux central. Il était très important de savoir s'il y avait un centre qui réglât les phénomènes de métachronose et, si ce centre existait, à quel niveau de l'axe nerveux il se situait.

Dès sa note initiale de 1923, Mme LAPICQUE avait amorcé l'étude de cette question sur la grenouille (59). Elle avait observé que la chronaxie petite et changeante du gastrocnémien, que l'on mesure sur la grenouille intacte et que, 5 ans plus tard, L. LAPICQUE devait appeler chronaxie de subordination, se transformait généralement en une chronaxie plus grande et fixe, quand on sectionnait le sciatique. Elle avait ensuite pratiqué différentes sections le long de la moëlle, vu que toutes sections équivalaient à la section du nerf et avait conclu que les petites chronaxies étaient dues aux centres supérieurs. Cherchant à préciser quels étaient ces centres, elle avait fait l'ablation des hémisphères à une grenouille et constaté que la chronaxie n'était pas modifiée; au contraire, après l'ablation de la région des couches optiques qu'elle pratiquait ensuite, elle trou-

vait une chronaxie analogue à celle obtenue après section du nerf.

En 1930 elle revient sur la même question (60); précisant le niveau de la section qui entraîne un changement de chronaxie du nerf périphérique, elle vérifie que l'ablation des hémisphères est sans action, mais que, après une section du tractus thalamique respectant les lobes optiques, la chronaxie du gastrocnémien était à peu près la même qu'après la section des lobes optiques ou du sciatique lui-même. Elle conclut alors « que le thalamus exerce une action prépondérante sur le phénomène de subordination ».

Sur les conseils de L. LAPICQUE nous avons nous-mêmes, en 1931, entrepris d'étudier la même question, non plus sur la grenouille, mais sur les mammifères. Cette recherche du ou des centres réglant la subordination fait l'objet de la plupart des expériences que nous allons décrire dans les chapitres qui vont suivre.

Au cours de ce chapitre, nous parlerons des expériences que nous avons effectuées dans le but de rechercher, par l'observation des effets de lésions, ablations ou inhibitions corticales, si l'écorce cérébrale jouait un rôle quelconque dans les phénomènes de subordination. Ces expériences se répartissent en 2 séries.

1) Dans une première série nous avons seulement cherché à vérifier si chez les mammifères, comme chez la grenouille, l'ablation de l'écorce laissait persister le rapport de 1 à 2 des chronaxies des antagonistes : au cours de ces expériences nous n'avons pratiqué que ce que les Anglais appellent des « *acutes measures* » et n'avons observé que les effets grossiers et immédiats qui ont suivi les lésions corticales produites par nous. Seule l'égalité des chronaxies ou la persistance de leur rapport différent de l'unité nous a intéressés.

2) Dans la seconde série, au contraire, nous nous sommes proposé d'étudier les modifications plus délicates entraînées dans le jeu des chronaxies par les lé-

sions ou les inhibitions corticales; en prenant des « chronic measures » nous en avons recherché les répercussions lointaines.

PREMIÈRE PARTIE

RECHERCHES DE L'EFFET DES ABLATIONS DU CORTEX CÉRÉBRAL SUR LES PHÉNOMÈNES ESSENTIELS DE SUBORDINATION

Le comportement des animaux ayant subi des lésions plus ou moins importantes des hémisphères cérébraux est une question à laquelle les physiologistes s'intéressent depuis très longtemps.

On ne peut songer à conter ici la très longue histoire des expériences effectuées dans le but de répondre à la passionnante question que se sont posés les physiologistes de tous les temps : Quel est le rôle de l'encéphale chez l'animal ? et, plus récemment : Quel est le rôle respectif des diverses parties de cet encéphale ?

Le siècle dernier, depuis FLOURENS, a été fécond en tentatives de ce genre. Avant lui on n'isolait pas l'une de l'autre les parties du système nerveux soumises à l'expérience, on n'avait donc que des expériences complexes et, par ces expériences complexes, que des aspects confus des problèmes que l'on se posait.

FLOURENS qui, le premier, parla « d'une propriété dont rien ne donnait idée dans le système nerveux : la coordination des mouvements », remarqua, le premier également, qu'on peut abolir la volition des mouvements en laissant subsister la coordination et la contraction.

MAGENDIE, en 1823, après avoir remarqué que les animaux auxquels on a enlevé la totalité des hémisphères sont dans une agitation singulière, et que, par conséquent, la soustraction des hémisphères n'entraîne pas nécessairement la perte des mouvements, ajoute : « Il me paraît évident que les couches optiques, les cuisses du cerveau et les tubercles quadrijumeaux ont des fonctions relatives aux mouvements. » (71).

LEGALLOIS, vers la même époque, dit que, si après avoir été décapités, des reptiles continuaient de gouverner leurs mouvements et de marcher, « c'est que la décapitation n'a été que partielle et que la partie inférieure du cerveau est demeurée unie avec le corps : ce qui indique que c'est dans quelque endroit de cette partie que réside la faculté qu'ont les animaux de régler leurs mouvements ».

On voit que chez ces auteurs déjà anciens apparaît clairement la notion que la partie la plus antérieure de l'encéphale n'est pas indispensable aux mouvements.

Plus récemment, des expériences très nombreuses et beaucoup plus précises, parmi lesquelles les célèbres observations de GOLTZ (1890-91) sur son chien sans cerveau (35) ont permis d'établir que cet animal, privé du cortex (et même d'une portion importante du diencéphale et du mésencéphale) est capable d'effectuer les mouvements usuels les plus complexes, tels que la marche, la course, la préhension des aliments, etc.

ROTHMAN, en 1923, a pu obtenir un chien décérébré qui vécut 3 ans, sur le cadavre duquel il vérifia minutieusement la non-altération des corps opto-striés et dont le comportement fut tel qu'il présentait même une certaine aptitude au dressage (84-85).

Des observations analogues ont pu être effectuées sur le singe. C'est ainsi que GRAHAM BROWN a étudié le comportement d'un jeune chimpanzé auquel il avait successivement détruit le gyrus central gauche, puis le gyrus central droit; cet animal, non seulement marchait, sautait, etc., mais était susceptible de réapprendre des mouvements aussi complexes que l'ouverture d'une porte au moyen d'une clef. Il put conclure « qu'il y avait toute vraisemblance pour que l'écorce motrice de Rolando ne renferme pas le seul mécanisme cérébral qui régit les mouvements des membres et du tronc ». (36).

On pourrait augmenter le nombre de citations de ce

genre, mais celles qui précèdent suffisent pour faire ressortir que « aucun fait n'est plus clair dans la physiologie du système nerveux central, que beaucoup de mouvements d'une très grande complexité peuvent se produire d'une façon coordonnée, en l'absence de l'écorce rolandique et du cortex cérébral » (Rossi).

TRAVAUX PERSONNELS

La possibilité d'une grande complexité de mouvement chez un animal décortiqué fait supposer, *a priori*, que les centres restants suffisent à assurer chez lui, un état de subordination des neurones moteurs permettant des aiguillages compliqués de l'influx nerveux. Mme LAPICQUE avait, ainsi que nous l'avons dit, établi qu'il en était bien ainsi chez la grenouille. Sur les conseils de L. LAPICQUE nous nous sommes proposé de rechercher si, chez les mammifères également, l'ablation de l'écorce n'entraînait pas la disparition de la subordination, c'est-à-dire laissait persister le rapport normal des chronaxies des antagonistes.

Cette première série d'expériences a été effectuée sur le chien et a consisté simplement à pratiquer chez cet animal des ablations plus ou moins étendues de l'écorce, puis à mesurer, sur l'individu ainsi lésé, les chronaxies des muscles antagonistes.

I. — TECHNIQUE

Notre but étant d'observer les effets rapides de destructions de la région corticale, nous avons dû opérer sur des animaux anesthésiés très passagèrement et avons utilisé à cette fin le chloroforme sans morphine préalable. C'est là un mode d'anesthésie difficile à pratiquer chez le chien, mais il en est de même pour cet animal avec la plupart des anesthésiques volatils.

L'animal anesthésié était fixé sur la table d'opération, les pattes attachées, la tête très solidement maintenue au moyen de deux arceaux chevauchant l'un le

cou, l'autre le museau. L'opération était effectuée suivant la méthode habituelle : incision de la peau sur la ligne médiane de la tête, décollement des temporaux à la rugine, ouverture au trépan de la boîte crânienne et, à la pince coupante, d'une fenêtre assez large au droit des zones dites motrices; décollement de la dure-mère. Aucune ligature ou aucune compression artérielle n'était pratiquée pendant la durée de l'opération : les hémorragies dues aux veines diploïques étaient arrêtées par de la cire molle, celles dues aux vaisseaux de l'encéphale par compression avec des tampons de coton imbibés de solution physiologique tiède.

On pouvait ensuite pratiquer l'ablation à la curette de régions plus ou moins étendues de l'écorce. Chez le chien, la région motrice des membres est située dans la zone limitée par la scissure précruciforme, la scissure coronaire et la scissure en anse, c'est-à-dire comprend la circonvolution centrale postérieure et une partie de la circonvolution sigmoïde. Les ablations ont donc toujours circonscrit cette zone, mais elles ont été en général beaucoup plus étendues, comprenant la plupart du temps la majeure partie du lobe pariétal et une portion du frontal. Elles ont toujours été faites en prenant grand soin de respecter les noyaux gris de la base dont nous avons toujours vérifié l'intégrité par l'examen *post-mortem* de l'encéphale restant. Nous n'avons pratiqué que des destructions bilatérales.

L'ablation effectuée, on tamponnait au coton humide la surface de section pendant le temps nécessaire pour que l'hémorragie ait cessé, puis les lèvres de l'incision cutanée étaient rapprochées et sommairement suturées. L'animal était alors abandonné quelques heures dans une chambre maintenue tiède. Aucune mesure spéciale d'asepsie n'était prise, car notre intention première n'était pas de conserver longtemps l'animal, mais de rechercher seulement, si une fois le shock passé, il y avait persistance ou disparition des phénomènes de subordination.

Les mesures de chronaxie périphérique ont été prises, comme dans les expériences sur la morphine, au point moteur (1) des fléchisseurs et des extenseurs des orteils et par la même méthode. Elles ont été effectuées après un temps variant de 2 h. 1/2 à 5 heures après l'opération.

II. — RÉSULTATS.

On trouvera dans le tableau n° 4 les résultats numériques de ces expériences.

TABLEAU N° 4

	Ext. com. des orteils		Long fléch. des orteils		E/F(1)
	Rh (1)	τ	Rh	τ	
CHIEN N° 1 :					
Normal (patte gauche)	26	21	19	13	1,6
Ablation très étendue de toute l'écorce, ne laissant que la pointe des lobes olfactifs et occipitaux. 1/2 heure après l'ablation, le chien se soulève et agite les pattes à chaque mouvement respiratoire. 5 heures après	23	25	36	37	0,7
CHIEN N° 2 :					
Normal (patte droite)	19	34	12	23	1,4
Ablation de la plus grande partie de la surface corticale. Hémorragie légère. 3 h. 15 après, le chien réagit au moindre attouchement et crie.... 3 h. 30 après, chloroforme; 3 h. 40 après, sommeil; réflexe cornéen aboli	14	37	18	16	2,3
	15	18	19	15	
CHIEN N° 3 :					
Normal (patte droite)	11	25	12	55	0,45
Ablation de la presque totalité de l'écorce. Assez forte hémorragie. Syncope de 4 à 5 minutes. 2 heures après. Chien calme, réflexe cornéen présent. 4 heures après	14	36	11	70	0,5

(1) Voir page 10, remarque 1.

(1) Rh = rhéobase en volts, τ = chronaxie en 1/1000° de microfarad, chronaxie de l'extenseur

(1) E/F = $\frac{\text{chronaxie de l'extenseur}}{\text{chronaxie du fléchisseur}}$

CHIEN N° 4 :

Normal (patte droite)	26	46	28	19	2,4
Ablation peu étendue du lobe pariétal.					
5 h. 15 après. Chien calme, mais gémit sans cesse	18	15	25	27	0,5

CHIEN N° 6 :

Normal (patte droite)	15	25	21	40	0,6
Ablation de la région motrice seulement.					
5 heures après. Chien très agité....	10	40	27	26	1,9

CHIEN N° 7 :

Normal (patte droite)	10	13	22	28	0,45
Ablation de l'écorce très étendue vers le lobe frontal. Hémorragie.					
5 heures après. Chien calme.....	29	22	23	37	0,5

CHIEN N° 8 :

Normal (patte droite)	10	35	24	52	0,6
Ablation de l'écorce.					
3 heures après. Chien agité et gémissant	24	55	29	40	1,4

Ces expériences nous ont permis de constater que :

1° *Après ablation plus ou moins complète de l'écorce allant depuis la simple lésion de la zone péricruciforme jusqu'à la destruction presque totale des circonvolutions, on retrouve le rapport d'environ 1 à 2 des chronaxies des muscles antagonistes.* Ce fait a été observé dans 8 expériences, sur 8 effectuées. Ce rapport final est, sinon le même que le primitif, du moins comparable; en effet, si dans certains cas l'écart entre les chronaxies des antagonistes s'est trouvé un peu inférieur à l'écart observé sur l'animal intact (exp. n° V), dans d'autres cas, au contraire, il s'est retrouvé nettement accru (exp. n° II). Ces variations n'excèdent d'ailleurs pas, en ordre de grandeur, celles que l'on peut enregistrer en mesurant pendant quelques heures les chronaxies d'une animal intact auquel on ne fait subir aucun traitement particulier.

2° Dans la moitié de nos expériences (exp. n° I, IV, VI et VIII) nous avons retrouvé, après ablation, un rapport inversé par rapport aux chronaxies primitives. Cette inversion, qui a déjà été observée à la suite de l'administration de certains narcotiques (56-45) prendra une signification quand nous exposerons la seconde série de nos expériences sur le rôle de l'écorce.

3° Il est également intéressant de noter que l'écart des chronaxies des antagonistes retrouvé après décortication, disparaît par administration d'anesthésiques (voir exp. n° II), ce qui témoigne que l'on a bien à faire à la subordination telle qu'elle a été définie par L. LAPICQUE.

4° Il est difficile de parler ici, comme nous l'avons fait dans le chapitre précédent et comme nous le ferons dans les chapitres suivants, du rapport entre les mesures chronaxiques et le comportement immédiat de l'animal opéré. En effet, toutes les mesures de cette série d'expériences ont été faites pendant la période aiguë succédant à une opération grave. On sait que la description classique des syndromes consécutifs à une lésion corticale indique la succession des 4 stades suivants :

1° Stade de paralysie flasque de courte durée;

2° Stade où les reflexes et le tonus normal réapparaissent;

3° Stade où la motilité active réapparaît, encore que les mouvements restent maladroits;

4° Stade de récupération définitive avec troubles également définitifs.

Nos mesures se sont trouvées en général être prises vers la fin du premier stade, parfois au début du second, en tout cas, et il est inutile d'insister sur ce fait évident, jamais au stade de récupération définitive. Au moment où nous les avons étudiés, nos chiens, à peine remis du shock n'avaient ni la volonté, ni la force de se mouvoir (nous verrons par la suite qu'il en va très différemment

du rat). Toutefois les animaux réagissent parfois au moindre attouchement par de violents mouvements des pattes.

Il n'y a pas là une contradiction à la règle voulant que l'existence du rapport de 1 à 2 entre les chronaxies des antagonistes soit liée à un comportement coordonné de l'animal. Nos expériences établissent simplement que, chez l'animal décortiqué, même dans la période post-opératoire, le mécanisme chronaxique d'aiguillage, réglé par des centres inférieurs à l'écorce et permettant le choix des muscles sur lesquels doit être dirigé l'influx nerveux, est prêt à fonctionner, mais ce n'est qu'après la disparition des phénomènes de shock et de diaschisis, à la suite des phénomènes de régression, de restitution, ou de compensation, que la volonté de mouvement réapparaîtra et que le mouvement pourra s'accomplir.

III. — CONCLUSIONS.

On peut déduire de cette série d'expériences que chez le chien, comme chez la grenouille et le triton, la possibilité d'existence d'un rapport de l'ordre de 1 à 2 entre les chronaxies des muscles antagonistes, c'est-à-dire la manifestation d'un état de subordination, ne dépend aucunement des centres moteurs corticaux, ni même de la corticalité en général.

Disons de suite que le reproche que l'on pourrait faire à nos expériences, et que nous leur avons fait nous-mêmes un certain temps, est d'être effectuées pendant une période post-opératoire aiguë. Mais, d'une part, un tel reproche serait surtout valable si le phénomène observé était l'égalisation des antagonistes, c'est-à-dire un phénomène de déficience de l'activité centrale, que l'on pourrait expliquer alors, non comme le résultat de la lésion corticale, mais comme un effet d'inhibition par le choc opératoire des centres restés intacts. Le phénomène observé étant au contraire un phénomène actif il est difficile de l'expliquer par un effet d'inhibition.

D'autre part, on pourrait alors invoquer pour expliquer cet état actif, non l'activité propre des centres sous-corticaux, comme nous le soutenons, mais l'effet d'excitation par lésion des fibres corticales au niveau de la section. Cette hypothèse est détruite par les expériences que nous citerons dans la seconde partie de ce chapitre et où nous avons observé l'état de subordination chez des animaux dont l'écorce était momentanément inhibée par application de cocaïne (il ne saurait être ici question d'excitation par lésion), et chez des animaux dont l'écorce avait été détruite depuis plusieurs semaines.

Nous pouvons donc affirmer que, si l'on admet le rapport 1 à 2, des chronaxies des antagonistes comme la condition d'excitabilité nécessaire pour qu'il puisse se produire un mouvement coordonné, *il y a possibilité chronaxique de coordination chez un mammifère dont les régions de l'écorce dites sensitivo-motrices ont été supprimées.*

Cette constatation met donc la théorie en parfait accord avec les faits depuis longtemps enregistrés par la physiologie classique et dont nous avons parlé au début de ce chapitre (1).

(1) Au moment où une note signée BONVALLET et RUDEANU relatant ce travail, paraissait à la Société de Biologie de Paris, un travail de MARINESCO, SAGER et KREINDLER était à l'impression aux Pflügers' Archives (75). Ces auteurs ont travaillé sur le chat décortiqué uni et bilatéralement. Ils observèrent par excitation percutanée l'égalisation des chronaxies des fléchisseurs et des extenseurs des pattes, du côté opposé à la lésion si celle-ci était unilatérale, sur les deux côtés si elle était bilatérale. Ils mesurèrent d'une part les chronaxies nerveuses, d'autre part les chronaxies musculaires et trouvèrent ces dernières légèrement supérieures aux premières, mais égalisées entre elles. Citant notre travail ils disent : « Leurs expériences ne peuvent se comparer aux nôtres car, d'une part leurs mesures sur les animaux décortiqués sont faites en période aiguë (im akuten Versuch), d'autre part aucune mesure particulière n'a été faite pour le nerf et pour le muscle correspondant. »

Nous venons de dire ce que nous pouvions objecter à leur première observation. D'autre part, nous considérons nos mesures faites au point moteur réel, c'est-à-dire au point où le filet nerveux pénètre dans le muscle, comme des chronaxies uniquement nerveuses. Nous ne voyons pas en quoi ces mesures ne seraient pas comparables à celles qu'ils ont pris sur les nerfs moteurs. Nous ne voyons aucune raison pouvant expliquer l'opposition complète de leurs résultats et des nôtres. Comme nous allons le montrer dans les pages qui vont suivre, nous n'avons jamais observé, au cours de très nombreuses expériences sur les rats décortiqués, où les mesures ont été prises sur les nerfs, l'égalisation des chronaxies des fléchisseurs et des extenseurs des doigts.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHE DE L'EFFET DES ABLATIONS DU CORTEX CÉRÉBRAL SUR LES PHÉNOMÈNES DE SUBORDINATION LIÉS AUX PHÉNOMÈNES DE FINE COORDINATION

Dans les pages qui précèdent, nous avons beaucoup insisté sur les deux faits suivants :

1) Le cortex cérébral n'est pas indispensable à la coordination grossière des mouvements et le comportement de l'animal qui en est privé ressemble beaucoup à celui de l'animal intact.

2) Les résultats de nos expériences prouvent qu'il existe chez l'animal privé du cortex un état chronaxique de subordination aussi marqué que chez l'animal normal.

Nous allons au contraire, dans la seconde partie de ce chapitre, nous attacher symétriquement :

1) A signaler et à décrire les dissemblances que peut présenter le comportement d'un animal sain par rapport à celui d'un animal privé du cortex.

2) A rechercher si ces dissemblances se rattachent à des différences dans les chronaxies des antagonistes.

La première question qui se pose est la suivante : les animaux privés de l'écorce qui sont capables d'accomplir des mouvements complexes et même, comme nous l'avons signalé, d'acquérir un certain état de dressage, sont-ils cependant susceptibles d'effectuer ces mouvements avec une habileté, une rapidité, une précision semblables à celles qui caractérisent l'animal intact ? en un mot, la décortication ou la lésion corticale est-elle susceptible de modifier dans ses détails le comportement d'un animal.

Il n'est pas très facile de répondre à cette question car on se heurte dès son abord à un certain nombre de difficultés dont nous allons énumérer les principales.

a) La première, d'ordre purement technique, est la difficulté d'établir que les effets observés après la destruction des hémisphères soient dus à une déficience purement corticale. En effet, si l'on utilise comme procédé de recherches, la méthode de destruction, on risque toujours, ainsi que l'ont fait remarquer tous ceux qui se sont occupés de cette question (DUSSEY DE BARENNE (29), LASLEY (63), BUYTENDIJK (16)), de provoquer des lésions plus importantes que celle dont on désire étudier les effets; car, en dehors de la lésion intentionnelle, des changements pathologiques peuvent se manifester: variation de la circulation locale, œdème, hémorragie, etc. Seul un examen histologique *post-mortem* peut renseigner sur l'étendue de la lésion, encore que certains aient même émis des doutes sur la valeur de cet examen (BUYTENDIJK, 16).

D'autre part, la théorie de la diachisis de Von MONAKOW, si on l'admet, suppose des variations de l'action d'aires voisines de l'aire détruite, mais non lésées histologiquement, ces régions recouvrant leurs fonctions normales après un temps auquel on ne peut assigner de limites précises.

b) Une difficulté d'un autre ordre, est la presque impossibilité dans laquelle on se trouve, dès qu'il s'agit du cortex ou des centres supérieurs, de généraliser les résultats obtenus sur un groupe d'individus à un autre.

Alors que chez les reptiles et les batraciens, par exemple, les troubles apportés par l'ablation des hémisphères sont à peu près nuls, il en va très différemment chez les oiseaux et chez les mammifères et, parmi ces derniers mêmes, il est certain que le rôle joué par l'écorce devient de plus en plus important quand on passe des mammifères inférieurs aux mammifères supérieurs et à l'homme. On est déjà frappé par la différence en volume et en surface que l'on constate entre l'écorce des rongeurs, très petite par rapport au diencéphale, et la puissante couche corticale du cerveau antérieur de l'homme ou du singe anthropoïde. De

même, au point de vue fonctionnel, il est déjà difficile d'homologuer le cortex du chien, étudié dans nos premières expériences, et celui du rat dont nous parlerons plus bas.

c) Enfin, une dernière difficulté provient du fait que les variations dans les phénomènes de comportement que l'on étudie, sont très délicates et rarement de l'ordre de celles qui frappent l'œil à la simple observation. Ainsi que le fait remarquer BUYTENDIJK, cette difficulté que l'on éprouve à mettre en évidence une différence de comportement entre un animal sain et un animal opéré vient, la plupart du temps, de ce que l'on ne connaît pas très exactement la réaction de l'animal sain placé dans des conditions identiques à celles où se trouve l'animal opéré, et du manque de méthodes permettant des recherches systématiques. C'est pour résoudre cette dernière difficulté que des auteurs récents ont entrepris des séries d'observations très délicates en utilisant des textes précis permettant d'enregistrer, pour les phénomènes de comportement, des faits et non des appréciations.

Les auteurs anciens n'ont pas beaucoup tenu compte de la première des difficultés que nous venons de signaler, pas plus qu'ils n'ont cherché à introduire beaucoup de rigueur objective dans les observations qu'ils ont recueillies. Il est donc difficile de trouver dans leurs travaux des indications valables sur les effets très précis des troubles corticaux sur le comportement. C'est ainsi que la première description complète du chien sans hémisphères qui, comme on sait, a été donnée par GOLTZ en 1892 ne peut entrer ici en ligne de compte, car les couches optiques et les corps striés n'avaient pas été ménagés par l'opération.

Mais, plus récemment, ROTHMANN, ainsi que nous l'avons déjà signalé, a obtenu un chien décérébré chez lequel on a pu vérifier que les corps striés n'avaient subi aucune altération. Cet animal, au point de vue de la vie de relation, se distinguait des chiens intacts par

l'anéantissement du comportement individuel (1) (85).

DUSSER DE BARENNE, en 1920, a également étudié deux chats décérébrés chez lesquels le comportement individuel avait disparu (30).

KARPUS et KREIDL, qui ont opéré sur le singe, ont constaté que les animaux privés de l'écorce ne présentaient aucune activité spontanée, et que leurs mouvements gardaient un caractère stéréotypé (46).

Des observations de MUNK, il ressort que, chez les animaux privés du cortex, les mouvements d'ensemble, marche, course, saut, etc., ne sont nullement affectés, alors que les mouvements isolés, unilatéraux, caractérisant le comportement de l'individu en tant qu'individu, sont toujours troublés.

L'ensemble de ces observations est fort bien résumé par TOURNAY (102) quand il conclut que « alors que tout le reste du système nerveux assure de façon pour ainsi dire traditionnelle des accomplissements immanquables, le télencéphale paraît bien, au fond, être essentiellement l'organe du gouvernement adapté aux circonstances selon les acquisitions de l'expérience individuelle ».

C'est donc surtout sur le terrain du comportement individuel qu'il faut se placer quand on veut étudier les troubles dus à une déficience corticale, et c'est ce qu'ont fait les auteurs les plus récents au cours de recherches très intéressantes.

C'est ainsi que dernièrement BUYTENDIJK (16), ayant pratiqué sur des rats blancs, au thermocautère, des lésions corticales, uni ou bilatérales, a étudié au moyen de tests le comportement de ces animaux en le comparant à celui de nombreux rats témoins placés devant

(1) Si nous ne définissons pas ici explicitement ce qu'il faut entendre par « comportement individuel » c'est qu'il nous semble que le sens en est intuitivement très clair. Tous ceux qui ont eu l'occasion d'observer de près des animaux savent que chaque individu est caractérisé par une façon de marcher, de sauter, de réagir avec plus ou moins de précision, de rapidité, etc..., etc..., qui le différencie d'un autre animal de même espèce, voire d'une même portée.

des tests identiques. Ces tests consistaient, par exemple, à faire tourner par l'animal un moulin dont le nombre de tours effectués était enregistré; à lui faire parcourir un chemin compliqué formé de plateformes successives; à l'obliger à aller chercher la nourriture au fond d'un étroit tube de verre, etc. La rapidité avec laquelle l'animal exécute l'épreuve, celle avec laquelle il est susceptible d'en apprendre une nouvelle, le nombre de fautes commises pendant un parcours déterminé, etc., sont autant de mesures précises permettant d'introduire un peu de rigueur dans l'appréciation des variations que peuvent présenter des phénomènes aussi délicats, aussi changeants, aussi variables, que ceux qui caractérisent le comportement d'un individu. Les recherches de BUYTENDIJK ont abouti aux principaux résultats suivants :

Après des lésions corticales, des troubles moteurs consistant dans la perte de la fine coordination, sont toujours présents; les animaux opérés s'adaptent moins vite que les animaux témoins à ce qui les entoure; ils présentent une grande labilité dans le comportement, un manque d'intégration dans la succession de détails en vue d'une action déterminée, nouvelle ou connue.

Dernièrement, TEN CATE et VAN HERK (100) ont étudié le comportement de lapins ayant subi des ablations bilatérales de l'écorce. Leurs animaux présentent des mouvements de locomotion bien coordonnés, peuvent courir, sauter, sont susceptibles d'acquérir des réflexes conditionnés, bref leur comportement est si peu différent de celui d'animaux normaux que les auteurs ne signalent guère, comme différence entre les animaux opérés et les témoins, que le fait que les premiers, en cas de pluie, ne se mettent pas à l'abri, ou ne grattent pas la terre pour chercher à s'y cacher comme le font les animaux intacts !

On voit d'après ce qui précède que, s'il est assez difficile de préciser les troubles de comportement en-

gendrés par la perte de l'écorce, il ressort cependant nettement que ces troubles atteignent dans le comportement ce qu'il présente de proprement individuel. Si l'on admet, comme nous l'avons fait jusqu'ici, que ce sont les chronaxies des neurones moteurs qui permettent le choix des muscles vers lesquels se dirige l'influx nerveux, et par conséquent qui règlent tous les mouvements et toutes les variations de mouvements, il faut se demander si, à des troubles de comportement aussi délicats à déceler et à percevoir que ceux dont nous venons de parler, correspondent des phénomènes systématiques et saisissables de métachronose. Plus précisément, puisque tel était notre mode d'exploration des états de subordination, on peut se demander si ces troubles sont corrélatifs à des changements de rapport des chronaxies des muscles antagonistes.

Nous savions déjà, par nos expériences sur le chien, que, après ablation du cortex, ces chronaxies étaient maintenues dans un rapport voisin de $1/2$; nous avions d'autre part constaté que ce rapport pouvait être retrouvé inversé, après l'opération. Y avait-il là un fait fortuit ? ou, au contraire, l'écorce ne pourrait-elle pas intervenir justement pour régler entre eux les rapports des chronaxies des antagonistes des membres en vue de les adapter à l'accomplissement de tel ou tel acte ?

Il était nécessaire, avant d'entreprendre des recherches sur ce point de savoir s'il existait et surtout si l'on pouvait mesurer des caractères chronaxiques précis correspondant à un comportement particulier de l'animal normal et pouvant servir de base à notre étude. Un travail très intéressant effectué récemment au laboratoire de physiologie de la Sorbonne par H.-H. JASPER pouvait nous fournir justement cette base que nous cherchions.

JASPER s'était en effet posé la question suivante : la subordination se manifeste-t-elle de façon identique sur les nerfs symétriques par rapport au plan médian de

l'animal, c'est-à-dire y a-t-il symétrie ou assymétrie fonctionnelle dans la coordination ?

Les premières expériences qu'il fit à ce sujet sur la grenouille (39) lui montrèrent que la subordination agit en effet souvent d'une façon asymétrique sur la chronaxie des 2 sciatique-gastrocnémiens : sur 30 expériences il observa 21 cas où la chronaxie d'un nerf était plus petite que celle du nerf symétrique du côté opposé; cette différence disparaissait quand il supprimait l'action des centres par section de la moelle. Peu après (40), il retrouvait la même asymétrie chez les mammifères, d'abord chez le cobaye, puis chez le rat qu'il choisit à cause de l'asymétrie très marquée que présente son comportement. L'asymétrie fonctionnelle de cet animal peut se mettre en évidence au moyen d'un test analogue à celui utilisé par BUYTENDIJK et consistant à lui faire tirer sa nourriture d'une mangeoire dont l'orifice ne permet que l'introduction d'une patte. Les rats, placés devant cette épreuve, manifestent presque toujours une préférence constante, soit pour la patte gauche, soit pour la patte droite, ce qui permet, après quelques jours d'observation, de les classer assez facilement en gauchers et en droitiers. Quelques-uns, se servant indifféremment d'une patte ou de l'autre, se montrent ambidextres.

Or, en comparant les chronaxies des extenseurs et des fléchisseurs des 4 pattes des rats, JASPER constata que les valeurs de ces chronaxies affectaient presque toujours chez les rats droitiers le schéma suivant :

	Patte droite	Patte gauche
Membre antérieur	2/1	1/2
Membre postérieur ...	1/2	2/1

dans lequel les rapports représentent
la chronaxie de l'extenseur
la chronaxie du fléchisseur

Le fait intéressant est que, chez les rats gauchers, il observa un schéma inverse du précédent, c'est-à-dire l'image dans un miroir du schéma du rat droitier :

	Patte droite	Patte gauche
Membre antérieur	1/2	2/1
Membre postérieur ...	2/1	1/2

Ainsi que le fit remarquer JASPER, la relation de ces rapports avec la démarche des rats par bipède diagonal est évidente. On peut en somme résumer ces observations en disant que, chez les animaux utilisant de préférence une patte antérieure déterminée, le bipède diagonal dont cette patte fait partie, diffère du bipède opposé en ce que les chronaxies des extenseurs y sont supérieures à celles des fléchisseurs. (Nous verrons, par la suite, que cette règle indique surtout une allure générale de la disposition des rapports des chronaxies des antagonistes, et qu'elle peut subir différentes variantes.)

Ces données, très intéressantes, correspondaient exactement à ce que nous cherchions, c'est-à-dire relient le comportement individuel de l'animal, phénomène de fine coordination, à des différences entre les chronaxies des extenseurs et des fléchisseurs.

TRAVAUX PERSONNELS

Puisqu'il est certain que les phénomènes de comportement aussi individuels que ceux qui caractérisent les gauchers et les droitiers sont régis par le cortex, il paraît évident que c'est la prédominance d'un hémisphère sur l'autre qui, entraînant l'orientation du système nerveux vers la droite ou vers la gauche, provoque corrélativement l'organisation caractéristique et dissymétrique des chronaxies des antagonistes observée par JASPER.

En 1931, PETERSON (81) avait pu mettre en évidence chez le rat, qu'une lésion légère de l'aire sensitivo-motrice de la patte antérieure normalement utilisée dans la préhension de la nourriture, entraînait une préférence de l'animal pour l'usage de l'autre patte, mais que, après une lésion de l'aire motrice de cette seconde patte, on pouvait observer un retour à une préférence pour l'emploi de la première patte. Il était logique de

supposer que, à ces changements de comportement, pouvaient correspondre des changements dans l'organisation des chronaxies.

Nous nous sommes posé comme problème de contrôler cette dernière hypothèse en recherchant si une suppression d'activité provoquée d'un hémisphère, entraînait un remaniement ou un bouleversement des groupements dissymétriques des chronaxies, caractérisant l'animal intact.

La série de recherches que nous avons faites à ce sujet a été effectuée en collaboration avec JASPER, que je remercie ici, de m'avoir fait bénéficier de son expérience et de son habileté.

Le plan général de ces expériences a été le suivant :

1) Détermination, par des séries de mesures des chronaxies, répétées à plusieurs jours d'intervalle, sur les antagonistes des 4 pattes, du groupement caractéristique de ces chronaxies le plus fréquemment observé pour un individu donné.

2) Intervention ayant pour but de diminuer expérimentalement le rôle d'un hémisphère.

3) Nouvelle détermination des chronaxies et comparaison avec les premières mesures.

I. — TECHNIQUE

Ces recherches ont été faites sur le rat blanc et sur le rat dit à capuchon.

1) La plupart des déterminations des chronaxies ont été obtenues, en excitant, à travers la peau, les branches des nerfs sciatiques poplités interne et externe se rendant aux extenseurs et aux fléchisseurs des orteils, suivant la méthode que nous avons indiquée dans le premier chapitre et sur les difficultés de laquelle nous ne reviendrons pas. Dans certains cas, lorsqu'à la fin de l'expérience, l'animal pouvait être sacrifié, les mesures

ont été prises directement sur les nerfs sciatiques poplités interne et externe chargés sur de fines électrodes en argent chloruré montées sur ébonite. Le seuil était lu au plus petit mouvement perceptible, mais pur, des orteils. Le montage du circuit d'excitation était celui indiqué p. 30 un peu différent du montage classique.

2) Au cours des interventions ayant pour but de diminuer l'activité d'un hémisphère, nous avons eu recours à différents procédés :

a) Dans une première série d'expériences nous avons utilisé la méthode de destruction. Sous une légère anesthésie à l'éther, la peau était incisée sur la ligne médiane de la tête, la boîte crânienne ouverte latéralement aux ciseaux fins, une portion déterminée du cortex était mise à nu et détruite par applications successives et rapides du thermocautère porté au rouge sombre (il est évident que des portions plus étendues que celles mises à nu pouvaient facilement être atteintes en glissant, par la fenêtre ouverte, le fin thermocautère tangentiellement à la voûte crânienne). Nous avons ainsi, dans certains cas, détruit la presque totalité de l'écorce d'un hémisphère. Les hémorragies qui se produisent sont à peu près nulles et l'incision de la peau pouvait être refermée immédiatement après l'opération : les animaux ainsi opérés aseptiquement étaient replacés dans leur cage et ont pu vivre aussi longtemps que nous l'avons désiré. Les mesures étaient prises le lendemain de l'opération ou les jours suivants.

b) Au cours d'un certain nombre d'expériences nous avons eu recours à la méthode d'inhibition temporaire d'un hémisphère.

Dans quelques cas nous avons utilisé la méthode préconisée depuis 1910 par TRENDELENBURG (103), qui consiste à provoquer l'inhibition par le refroidissement de la surface corticale. L'animal intact étant soigneusement fixé sur son support, une première série de mesures était prise dans les conditions normales. Puis une portion déterminée de l'écorce était mise à nu

et l'on appliquait à sa surface une fine ampoule de caoutchouc dans laquelle circulait de l'eau froide, à une température connue, le courant d'eau froide pouvant être remplacé par un courant d'eau maintenue à 39° au moyen d'un thermostat, dès que l'on voulait inverser le phénomène. Des séries de mesures étaient prises pendant le refroidissement de l'écorce et après son retour à la température normale. Au cours de toutes les expériences, grand soin était pris de ne modifier en rien la position de l'animal, celle des nerfs sur les électrodes, etc., afin de n'introduire, comme variable, autant que cela était possible, que les variations provoquées de l'activité des hémisphères.

Enfin, nous avons également employé comme méthode d'inhibition temporaire, l'application d'une solution de cocaïne sur l'écorce. Les conditions des expériences étaient exactement les mêmes que celles que nous venons de décrire mais, à la place de l'ampoule d'eau froide, un tampon de papier filtre imbibé d'une solution de chlorhydrate de cocaïne à 5 % était appliqué sur l'écorce. Un lavage soigneux à l'eau physiologique permettait, quand on le désirait, d'éliminer la cocaïne et de se replacer dans les conditions primitives.

II. — RÉSULTATS

Nous avons travaillé sur 17 rats. Il s'en faut de beaucoup que toutes les expériences faites sur ces animaux nous aient fourni des résultats également intéressants; cependant les faits positifs que nous avons pu recueillir nous paraissent suffisamment démonstratifs *pour nous permettre d'affirmer l'existence d'une influence corticale sur l'organisation des chronaxies des antagonistes*. L'énoncé suivant, qui résume les observations que nous avons pu faire, précise le sens de cette influence :

La suppression de l'activité d'un hémisphère peut se traduire :

a) Sur un animal chez lequel les chronaxies des quatre membres se groupaient à l'état normal suivant un schéma nettement orienté à droite ou à gauche, par un renversement de ce schéma.

b) Sur un animal chez lequel les chronaxies, à l'état normal, se groupaient symétriquement par rapport au plan de symétrie de l'animal, par un regroupement des chronaxies suivant un schéma typique de gaucher ou de droitier.

Le premier cas est par exemple celui où, sur un animal dont les chronaxies se groupaient suivant un schéma de droitier, on observe, pendant la suppression de l'activité de l'hémisphère gauche, le schéma typique de gaucher.

L'autre cas est celui d'un animal présentant un schéma d'ambidextre et sur lequel on observe, lors de la suppression de l'activité de l'hémisphère gauche par exemple, un schéma typique de gaucher.

Il nous faut avouer que, au cours d'un assez grand nombre d'expériences, nous avons obtenu des résultats beaucoup moins typiques que ceux que nous venons d'indiquer. Cependant, les exemples ci-dessus, qui peuvent paraître un peu trop théoriques, correspondent très exactement, ainsi qu'on le verra plus loin, à ce que nous avons pu observer au cours de quelques expériences particulièrement nettes.

Les résultats les plus intéressants nous ont été fournis par les méthodes d'inhibition corticale, tandis que par la méthode de destruction nous n'avons pu obtenir que des résultats peu systématiques. Il est possible d'attribuer ce fait aux différences des méthodes employées, mais il nous paraît provenir plutôt, dans le cas particulier de nos expériences, de l'état où se trouvaient les animaux examinés.

Il importe en effet, pour l'étude, chez un animal donné, des variations systématiques des chronaxies, sous une influence quelconque, de pouvoir établir préalablement, avec quelque certitude, quel est, à l'état nor-

mal, le groupement caractéristique des chronaxies chez cet animal. A cause des très nombreuses influences qui s'exercent sur les centres de subordination, il est assez rare qu'on observe rigoureusement le même schéma de groupement des chronaxies des antagonistes, sur un même animal, au cours de mesures prises à des moments différents; ce que l'on considère le plus souvent comme groupement caractéristique d'un individu donné, n'est qu'un résultat statistique indiquant une tendance générale des chronaxies à se grouper de préférence vers un schéma de pur droitier ou de préférence vers un schéma de pur gaucher.

Or il nous semble que, parmi les facteurs qui jouent un rôle dans l'établissement d'un équilibre entre les chronaxies des antagonistes suivant un schéma ou un autre, l'un des plus importants est l'état général de l'animal. Plus ce dernier est sain, vigoureux, actif, bien nourri, plus les phénomènes de subordination sont chez lui bien indiqués, constants et, par conséquent, faciles à étudier. Le hasard a fait que nos premières expériences (utilisant la méthode de destruction), ont été effectuées sur un lot de rats élevés depuis longtemps au laboratoire et qui se trouvaient dans un état de résistance relativement faible, alors qu'au contraire, lorsque nous avons voulu faire quelques expériences d'inhibition corticale, le premier lot de rats étant épuisé, nous en avons utilisé une autre série provenant de la Société scientifique d'hygiène alimentaire, particulièrement bien développés, très forts, très vigoureux et très actifs. Les mesures prises sur les animaux intacts du premier lot se sont groupées généralement suivant des schémas confus, variables d'un jour à l'autre ou même d'une heure à l'autre, tandis que les mesures prises sur les rats du second lot se sont montrées très peu fluctuantes et se sont beaucoup plus fréquemment et régulièrement groupées selon des schémas typiques. Peut-être est-ce à ce fait qu'il faut attribuer la netteté des résultats obtenus au cours des dernières expériences, pendant

l'inhibition d'un hémisphère, et la confusion de ceux obtenus, après destruction d'un hémisphère, au cours de certaines des premières expériences ? (1).

Le tableau ci-dessous indique, suivant les méthodes utilisées, le nombre de cas où la suppression de l'activité d'un hémisphère a modifié le groupement des chronaxies primitives (+) et ceux où elle s'est montrée sans effets nets (—).

Nombre de cas ..	ABLATIONS		INHIBITION			
	+	—	cocaïne		refroidissement	
			+	—	+	—
	6	7	3	0	3	0

En général les rats supportent très bien les lésions, et les destructions corticales, même très étendues. Il est très rare que la période de shock dure plus d'un quart d'heure; elle est suivie habituellement d'une période d'excitation, de sorte que si l'on détache l'animal peu après l'opération, on le voit courir dans la pièce. Assez fréquemment, nous avons observé à ce moment des mouvements de manège correspondant à une diminution de tonus sur les membres opposés à la section. Le lendemain de l'opération les animaux présentent un comportement assez analogue à celui des animaux normaux et il est difficile d'observer une différence entre la tonicité des muscles d'un côté et de ceux du côté opposé. Si l'on met à part l'apathie, la tendance au sommeil, le manque d'activité qui caractérisent les ani-

(1) Une récente monographie de PETERSON (57), dont nous n'avions pas connaissance au moment où ce travail a été rédigé nous permet d'expliquer l'insuccès d'un certain nombre de cas d'ablations corticales. PETERSON, en effet, précise que la région de l'écorce dont l'activité conditionne la préférence indiquée par l'animal pour l'usage d'une patte à l'exclusion de l'autre, est assez limitée. Une lésion du cortex, même très étendue (50 %) qui laisse intacte l'aire critique, n'affecte pas la préférence marquée par l'animal pour l'usage d'une patte. Au contraire une lésion légère (4%) de l'aire en question, chez un animal nettement gaucher, ou droitier, provoque le transfert de cette préférence à la patte opposée; chez un animal ambidextre elle peut créer une préférence. Un récent examen des pièces encéphaliques des rats par nous opérés, nous a permis de vérifier que 5 sur 7 des cas où une lésion corticale n'avait été suivie d'aucun changement de chronaxie, correspondaient, en effet, à des cas, où l'aire de PETERSON n'avait pas été atteinte par l'intervention.

Ce travail de PETERSON explique également le succès que nous avons obtenu par les procédés d'inhibition temporaire de l'écorce. Dans ces cas, l'écorce étant largement mise à nu, l'action de l'eau froide ou de la cocaïne s'est exercée sur une surface très étendue de l'hémisphère, englobant toujours la région décrite par PETERSON.

maux opérés et qui d'ailleurs disparaissent dès qu'on oblige le rat à se déplacer, il devient absolument impossible, au bout de quelques jours, de distinguer les animaux lésés et les témoins.

Nous donnons maintenant les résultats numériques de nos expériences :

Voici d'abord, à titre d'exemple, les chiffres d'une des expériences où la destruction d'un hémisphère s'est montrée sans influence sur l'organisation préexistante des chronaxies :

		Rat n° 8 ♂					
		Patte droite			Patte gauche		
		Ext.	Fléch.	E/F	Ext.	Fléch.	E/F
Animal intact							
2 mars, 16 h.							
	antérieure (2)	45	25	1,9	65	35	1,8
	postérieure (2)	23	38	0,6	45	30	1,5
17 h.							
	antérieure ..	65	35	2,1	60	30	2
	postérieure ..	65	26	2,4	45	30	1,5
Les 2 séries de mesures (sauf la patte droite postérieure de 16 h.) indiquent des caractères très nets d'ambidextre.							
24 mars, 16 h.							
	antérieure ..	60	25	2,1	45	22	2
	postérieure ..	65	75	0,8	65	40	1,6
17 h.							
	antérieure ..	45	25	1,8	50	25	2
	postérieure ..	70	25	2	60	35	1,6
Nouveaux schémas d'ambidextre (sauf encore une patte postérieure droite).							

18 h. : Destruction de l'hémisphère gauche.

11 avril, 18 h.

antérieure ..	70	27	2,5	75	27	2,5
postérieure ..	60	42	1,4	72	30	2,4

En dépit de l'ablation les caractères d'ambidextre restent absolument inchangés.

Voici maintenant 4 expériences où des lésions corticales ont été suivies par un changement manifeste dans l'organisation dissymétrique des chronaxies :

(1) Nous donnons successivement la chronaxie de l'extenseur exprimée en 1/1000 de microfarad, celle du fléchisseur, et la valeur du rapport :
chronaxie de l'extenseur
chronaxie du fléchisseur

(2) Patte antérieure et patte postérieure.

Rat n° 3 ♂. Tantôt gaucher, tantôt ambidextre par comportement

		Patte droite			Patte gauche		
		Ext.	Fléch.	E F	Ext.	Fléch.	E/F
Animal intact							
23 fév., 14 h.							
	postérieure ..	30	16	1,9	20	28	0,7
15 h.							
	postérieure ..	30	26	1,2	17	25	0,6
Ces mesures prises uniquement sur les pattes postérieures appartiennent au schéma de gaucher.							
4 mars, 14 h.							
	antérieure ..	70	30	2	50	30	1,6
	postérieure ..	43	15	3	33	18	1,8
Schéma d'ambidextre.							
10 mars, 11 h.							
	antérieure ..	60	25	2,4	55	25	2,2
	postérieure ..	40	18	2,1	35	20	1,7

Schéma d'ambidextre.

L'ensemble des 3 séries de mesures ne paraît nullement indiquer la prédominance d'un hémisphère, en aucun cas surtout, celle de l'hémisphère gauche.

12 h. 45 : Destruction de l'hémisphère droit.

13 h. 30

antérieure ..	80	45	2	20	30	0,6
postérieure ..	—	—	—	30	20	1,5

Schéma incomplet de droitier.

13 mars, 11 h.

antérieure ..	45	25	1,8	40	50	0,8
postérieure ..	20	60	0,3	45	27	1,6

Schéma parfait de droitier.

Rat n° 7 ♀. Très gaucher par comportement

Animal intact

27 fév., 15 h.

antérieure ..	60	45	1,3	48	32	0,9
postérieure ..	52	33	1,5	20	45	0,4

La subordination peu marquée aux pattes antérieures semblerait indiquer des caractères de droitier, mais les chronaxies des pattes postérieures appartiennent nettement à un schéma de gaucher.

2 mars, 13 h.

antérieure ..	35	60	0,6	80	40	1,7
---------------	----	----	-----	----	----	-----

Les pattes antérieures indiquent, cette fois-ci, des caractères très nets de gaucher.

10 mai, 17 h.

antérieure ..	40	65	0,6	80	50	1,7
postérieure ..	80	45	1,9	44	50	0,8

Schéma de gaucher très net.

Le caractère dominant paraît donc bien être celui de gaucher, donc prédominance de l'hémisphère droit.

12 mai, 17 h. : Destruction de l'hémisphère droit.

16 mai, 15 h.

antérieure ..	90	52	1,7	47	20	0,4
postérieure ..	45	70	0,6	97	47	2

Parfait schéma de droitier.

19 mai, 10 h.

antérieure ..	40	17	2,3	45	20	2,2
postérieure ..	52	35	1,5	20	57	2,8

Schéma typique d'ambidextre.

Après la destruction de l'hémisphère droit, l'hémisphère gauche a donc dominé pendant quelque temps et transformé les caractères de gaucher en caractères de droitier. Quelques jours après, les 2 hémisphères semblent exercer des actions identiques.

Rat n° 9

	Patte droite			Patte gauche		
	Ext.	Fléch.	E/F	Ext.	Fléch.	E/F
Animal intact						
8 mai, 17 h.						
antérieure ..	60	30	2	110	95	1,1
postérieure ..	45	45	1	75	35	2,1

Schéma d'ambidextre, plutôt droitier.

10 mai, 16 h.

antérieure ..	60	35	1,7	37	70	0,5
postérieure ..	57	25	2,2	65	35	1,8

Schéma de droitier sauf la patte droite postérieure.

19 mai, 17 h.

antérieure ..	42	23	1,8	47	18	0,4
postérieure ..	37	55	0,6	50	35	1,4

Schéma de droitier.

Ce schéma obtenu au cours de 3 séries de mesures, indique un caractère de droitier très net, donc dominance de l'hémisphère gauche.

18 h. : Destruction étendue de la surface corticale gauche.

23 mai, 10 h.

antérieure ..	12	33	0,36	66	48	2,2
postérieure ..	50	27	1,8	21	41	2

Schéma de gaucher, sauf la patte postérieure gauche. L'inversion des rapports aux pattes antérieures est particulièrement marquée et ne s'était jamais produite chez l'animal intact.

24 mai, 14 h.

antérieure ..	30	45	0,7	47	27	1,7
postérieure ..	20	55	0,36	37	20	1,8

Les pattes antérieures indiquent toujours des caractères très nets de gaucher. Les chronaxies des pattes postérieures appartiennent au schéma des droitiers.

Rat n° 13 ♀

		Patte droite			Patte gauche		
		Ext.	Eléch.	E/F	Ext.	Fléch.	F/F
Animal intact							
15 juin, 9 h. 45							
	antérieure ..	25	19	1,3	25	17	1,5
	postérieure ..	18	30	0,6	42	20	2
10 h. 15							
	antérieure ..	28	23	1,2	27	35	0,7
	postérieure ..	25	37	0,7	38	20	1,9

Deux schémas de droitiers, sauf la patte gauche antérieure de 9 h. 15.

17 juin, 10 h.

antérieure ..	22	17	1,3	22	17	1,3
postérieure ..	35	22	1,6	22	16	1,4

Schéma d'ambidextre. L'ensemble des mesures indique une tendance très peu affirmée vers le caractère droitier.

11 h. : Ablation de l'hémisphère droit pour essayer de faire dominer davantage l'hémisphère gauche.

19 juin, 10 h.

antérieure ..	32	22	1,4	25	32	0,7
postérieure ..	22	32	0,7	52	27	2
antérieure ..	35	19	1,3	22	35	0,6

Les 12 mesures appartiennent toutes au schéma typique de droitier, donc dominance parfaite de l'hémisphère gauche.

Ablation de l'hémisphère gauche pour essayer de changer les rapports précédents.

21 juin, 10 h.

antérieure ..	21	16	0,7	20	25	0,8
postérieure ..	48	16	3	20	30	0,66

Renversement des rapports sauf à la patte gauche antérieure.

Voici maintenant les chiffres de 2 expériences au cours desquelles on a pu observer, pendant l'inhibition d'un hémisphère par application d'eau froide, une inversion nette du rapport des chronaxies, le phénomène étant d'ailleurs réversible.

Rat n° 10 ♀

Animal intact
12 mai, 18 h.

antérieure ..	70	40	1,7	52	72	0,7
postérieure ..	45	65	0,7	70	30	2,3

Schéma parfait de droitier.

20 mai, 16 h.

antérieure ..	35	65	0,5	20	40	0,5
postérieure ..	45	60	0,75	70	40	1,7

Schéma de droitier sauf la patte antérieure droite.

30 mai, 11 h.

antérieure ..	95	47	2	45	75	0,6
postérieure ..	60	45	1,3	40	80	2

Schéma de droitier sauf la patte droite antérieure.

Les 3 séries de mesures prises à plus d'une semaine d'intervalle l'une de l'autre, indiquent nettement des caractères chronaxiques de droitier, c'est-à-dire une prédominance de l'hémisphère gauche.

11 h. 30 : Refroidissement de l'hémisphère gauche par de l'eau à 18°.

11 h. 45 : antérieure.....	80	80	1	80	42	2
12 h. : antérieure	65	75	0,8	75	60	1,2

Les mesures ne sont prises que sur les pattes antérieures, mais on voit que le rapport $E/F = 2$ qui, à la patte antérieure droite caractérisait la dominance de l'hémisphère gauche au début de l'expérience, est devenu égal à l'unité, puis s'est inversé, tandis que le rapport E/F de la patte antérieure gauche, qui dans toutes les mesures précédentes s'était montré de l'ordre 0,5, est maintenant égal à 2. Les 2 rapports caractérisent la prédominance actuelle de l'hémisphère droit.

12 h. 30 : Application d'eau à 39° sur l'hémisphère gauche.

12 h. 40 : antérieure.....	95	55	1,7	60	65	0,9
----------------------------	----	----	-----	----	----	-----

Dès que l'hémisphère gauche n'est plus inhibé par le froid, le rapport E/F de la patte antérieure droite redevient supérieur à l'unité, tandis que celui de la patte gauche devient au contraire plus petit que 1, comme il l'était sur l'animal intact. Le rat présente à nouveau le schéma des pattes antérieures du droitier.

Rat n° 11. Droitier par comportement

	Patte droite			Patte gauche		
	Ext.	Fléch.	E/F	Ext.	Fléch.	E/F
Animal intact						
17 juin, 14 h. 50						
antérieure ..	16	27	0,6	15	25	0,6
postérieure ..	—	—	—	18	32	0,5

Schéma n'indiquant aucune orientation. (La patte gauche postérieure est inexcitable.)

15 h. 27 : Application d'eau à 23° sur l'hémisphère gauche.

15 h. 32

antérieure ..	33	40	0,8	32	17	2
postérieure ..	—	—	—	25	45	0,5

Le rapport de la patte gauche antérieure s'est inversé et marque nettement, pour les pattes antérieures au moins, la prédominance de l'hémisphère droit.

16 h. : La peau est refermée sur l'ouverture pratiquée dans la boîte crânienne.

16 h. 25

antérieure ..	35	42	0,8	25	30	0,8
postérieure ..	—	—	—	27	42	0,6

Dès que l'hémisphère gauche est ramené à la température normale, nouvelle inversion du rapport de la patte gauche antérieure. Le schéma, analogue à celui obtenu avant le refroidissement de l'hémisphère, n'indique plus aucune orientation.

L'expérience suivante montre l'inversion très nette qui se produit dans le schéma des chronaxies quand l'hémisphère dont l'action prédominait, est sous l'action de la cocaïne.

Rat n° 18 ♂. Gaucher par comportement

	Patte droite			Patte gauche		
	Ext.	Fléch.	E/F	Ext.	Fléch.	E/F
Animal intact						
20 juin, 16 h.						
antérieure ..	22	22	1	42	26	1,6
postérieure ..	30	20	1,5	17	32	0,4
Schéma presque parfait de gaucher.						
23 juin, 10 h.						
14 h.						
antérieure ..	28	42	0,6	45	26	1,7
postérieure ..	45	90	0,5	23	42	0,5
Schéma de gaucher sauf la patte droite postérieure.						
24 juin, 17 h.						
antérieure ..	40	95	0,4	30	40	0,7
postérieure ..	65	36	1,8	75	27	2,7

Schéma de gaucher sauf la patte gauche postérieure.

Les 3 séries de mesures indiquent des caractères chronaxiques nets de gaucher, donc la prédominance de l'hémisphère droit.

17 h. 45 : Application de cocaïne sur l'hémisphère droit.

18 h. 15

antérieure ..	42	23	1,8	30	40	0,7
postérieure ..	35	60	0,6	75	27	2,7

Schéma parfait de droitier, donc dominance actuelle de l'hémisphère gauche.

18 h. 30 : Lavage de l'hémisphère droit à l'eau physiologique. La peau est refermée sur l'ouverture faite dans la boîte crânienne.

19 h. 45

antérieure ..	40	29	0,75	55	27	2
postérieure ..	47	55	0,85	65	36	1,8

Les rapports des pattes antérieures se sont inversés et appartiennent comme au début de l'expérience au schéma de gaucher. Les 2 pattes postérieures présentent encore les caractères de droitier.

Les deux dernières expériences dont nous allons donner le compte-rendu, indiquent bien que la perte d'activité d'un hémisphère sous l'action de la cocaïne et du froid d'une part, de la cocaïne et de la destruction de l'écorce d'autre part exercent des influences identiques.

Rat n° 14 ♀. Gaucher par comportement

		Patte droite			Patte gauche		
		Ext.	Fléch.	E/F	Ext.	Fléch.	E/F
Animal intact							
18 juin,							
16 h. 30	antérieure ..	32	32	1	30	20	1,5
	postérieure ..	25	22	1,1	28	35	0,8
17 h. 30	antérieure ..	20	27	0,7	26	37	1,4
	postérieure ..	50	25	2	42	40	1

Les 2 séries de mesures indiquent des schémas se rapprochant du schéma de gaucher typique.

19 juin,							
10 h. 45	antérieure ..	22	33	0,6	20	13	1,5
	postérieure ..	52	28	1,9	42	55	0,7

Schéma parfait de gaucher.

21 juin,							
17 h. 10	antérieure ..	47	29	0,6	47	40	1,2
	postérieure ..	40	47	0,8	32	37	0,8

Schéma de gaucher sauf la patte droite postérieure.. L'animal est absolument inactif et paraît dormir, ce qui coïncide avec des rapports de subordination peu éloignés de l'unité.

L'ensemble des mesures précédentes indique des caractères de gaucher, donc la prédominance de l'hémisphère droit.

18 h. 15 : Mise à nu de l'hémisphère droit.

18 h. 30 : antérieure..... 65 50 1,3 35 65 0,6

L'exposition de l'hémisphère droit à l'air libre (température de la pièce, environ 20°) a suffi pour renverser les rapports des chronaxies des membres antérieurs.

18 h. 35 : Application de cocaïne sur l'hémisphère droit.

19 h.							
	antérieure ..	50	25	2	37	80	0,5
	postérieure ..	47	100	0,5	60	35	1,7

Schéma parfait de droitier, mieux marqué aux pattes antérieures qu'il ne l'était sous la seule action de l'air froid.

19 h. 45 : Lavage de l'hémisphère droit à l'eau physiologique.
La peau est sur l'ouverture de la boîte crânienne.

21 h.

antérieure ..	65	65	1	70	47	1,5
postérieure ..	72	55	1,3	55	100	0,5

Schéma de gaucher tout à fait comparable à ceux obtenus sur l'animal normal (comparer par exemple à la mesure du 18 juin, 16 h. 30).

Rat n° 20. Gaucher par comportement

	Patte droite			Patte gauche		
	Ext.	Fléch.	E/F	Ext.	Fléch.	E/F
Animal intact						
26 juin, 17 h.						
antérieure ..	18	30	0,6	55	19	3
postérieure ..	45	20	2	27	47	0,6

Schéma parfait de gaucher, donc prédominance, au moins momentanée, de l'hémisphère droit.

17 h. 28 : Application de cocaïne sur l'hémisphère droit.

18 h.

antérieure ..	60	18	3	13	20	0,6
postérieure ..	42	27	1,5	50	15	3

Schéma de droitier, sauf la patte droite postérieure.

18 h. 08 : Nouvelle application de cocaïne.

18 h. 11 : postérieure. 32 39 0,8

Le seul rapport qui n'était pas inversé, complète, après cette seconde application, le schéma de parfait droitier.

18 h. 15 : Lavage à l'eau physiologique de l'hémisphère droit.
La peau est ensuite refermée au-dessus de la substance corticale.

19 h. 05

antérieure ..	20	50	0,5	55	35	1,6
postérieure ..	35	48	0,7	45	54	0,8

Retour au schéma de droitier, sauf la patte droite postérieure.

19 h. 40 : Ablation de l'hémisphère droit.

28 juin

antérieure ..	47	22	2,1	24	28	0,8
postérieure ..	59	22	2,7	45	27	1,7

Après l'ablation, exactement comme sous l'action de la cocaïne, schéma de droitier. L'anomalie de la patte droite postérieure qui était déjà présente dans le premier cas s'observe à nouveau.

III. — CONCLUSIONS

A la fin de la première partie de ce chapitre, nous avons conclu que chez les mammifères, comme chez la grenouille, la présence de l'écorce n'est pas nécessaire

à l'existence des phénomènes de subordination, et que, par conséquent, le centre qui règle ces phénomènes se trouve à un niveau du système nerveux inférieur aux hémisphères.

La série d'expériences que nous venons d'examiner confirme pleinement nos premiers résultats : pas une fois, parmi les nombreuses mesures que nous avons recueillies sur des animaux privés partiellement, de façon momentanée ou définitive, de l'activité corticale, nous n'avons observé une perte de l'état de subordination, c'est-à-dire l'égalisation des chronaxies des antagonistes, ou même une diminution de cet état, c'est-à-dire un rapprochement de ces chronaxies; après des destructions unilatérales de l'écorce, nous avons mesuré des écarts entre les chronaxies des antagonistes exactement du même ordre de grandeur sur les membres correspondant au côté lésé, que sur les membres correspondant au côté sain. Nous rappelons que ces résultats sont en complète contradiction avec ceux obtenus par MARINESCO, SAGER et KREINDLER, sur le chat (75).

Mais ce que ces expériences ont apporté de nouveau est le fait que *la couche corticale peut intervenir pour régler les uns par rapport aux autres les états de subordination des antagonistes des membres, afin de les disposer en vue d'un comportement particulier de l'animal.*

Dans nos recherches, ce comportement consiste en un choix, fait par l'individu, de l'usage d'un membre de préférence à un autre, lors de l'accomplissement de certains mouvements. Comme l'a montré JASPER, ce choix correspond à une disposition asymétrique des rapports des chronaxies des neurones moteurs des antagonistes des quatre membres. Nos expériences montrent que cette disposition asymétrique des chronaxies est bien due, comme cela paraissait *a priori* vraisemblable, à la prédominance de l'activité d'un hémisphère sur celle de l'hémisphère opposé.

Il semble certain que nous n'ayons abordé que l'étude d'un cas particulier parmi ceux très nombreux

où l'influence corticale s'exerce sur l'état de subordination des neurones moteurs en vue de régler la production de mouvements variés. Il est à souhaiter que de nouvelles recherches, nécessairement très délicates, mettent peu à peu en évidence la multiplicité des phénomènes de fine coordination au cours desquels se manifeste l'activité de l'écorce sur les phénomènes de subordination.

CHAPITRE IV

ROLE DU MESENCEPHALE DANS LA REGULATION DES CHRONAXIES DE SUBORDINATION

Dans le chapitre précédent, nous avons établi que si, chez les mammifères (rats) l'activité de l'écorce semblait constituer un mode de régulation important des variations des chronaxies des muscles antagonistes, elle ne faisait cependant que modifier (augmenter, diminuer ou inverser), en vue de mouvements de fine coordination les rapports déjà préexistant de ces chronaxies, et que ces rapports n'étaient jamais ramenés à l'unité par la disparition ou l'inhibition du cortex.

Il est net que l'action de l'écorce ne fait que se surajouter au système essentiel de régulation, et que c'est à un niveau du système nerveux inférieur aux hémisphères qu'il faut chercher le ou les centres dont l'action sur les caractères d'excitabilité des neurones moteurs est telle qu'elle y établit le phénomène dit de subordination en général et, dans le cas particulier qui nous occupe, qu'elle y crée le rapport de 1 à 2 entre les chronaxies des muscles antagonistes.

Dès ses premières recherches de 1923 sur le centre créant chez la grenouille le phénomène de subordination, Mme LAPICQUE attira l'attention sur l'importance de la région thalamique et mésencéphalique (59). Elle localisa en effet dans la région des lobes optiques un centre dont la suppression produisait sur les chronaxies du sciatique gastrocnémien le même effet que la section du sciatique lui-même, c'est-à-dire changeait la chronaxie petite et variable en une chronaxie plus grande et stable. En 1930, revenant sur la même question (60), elle précisa que la région dont l'ablation entraînait la perte de l'état de subordination était située sous les lobes optiques.

Il était intéressant de savoir si cette même région jouait un rôle analogue chez les mammifères. Nous avons donc, au cours d'une nouvelle série d'expériences étudié l'effet, sur les chronaxies des muscles antagonistes, de sections faites au niveau des ganglions basilaires et centraux.

Cette région très importante est complexe, tant du point de vue anatomique et embryologique que du point de vue fonctionnel. Elle comprend, on le sait, les couches optiques ou thalamus et les centres sous-thalamiques, formations diencephaliques, auxquelles se rattachent d'une part les corps striés (noyaux lenticulaires et caudés) d'origine télencéphalique et d'autre part les tubercules quadrijumeaux ainsi que les ganglions de la base correspondants (noyau rouge) provenant du mésencéphale.

L'étude de cette région et surtout celle du rôle respectif de ses différentes parties a toujours été peu accessible à l'expérimentation directe, autant à cause de la difficulté de son accès, qu'à cause de celle que l'on éprouve à conserver longtemps les animaux privés du pouvoir de thermo-régulation.

Depuis une trentaine d'années, grâce à toute une série de travaux anatomo-pathologiques et expérimentaux (et parmi ces derniers viennent au premier plan les très belles et très fécondes expériences de SHERRINGTON et celles de MAGNUS) la lumière se fait peu à peu sur le rôle relatif de ces formations du cerveau antérieur et moyen, ce qui n'empêche H. SPATZ d'écrire dans un récent traité que « la physiologie des ganglions constitue encore aujourd'hui, comme jadis, le chapitre le plus obscur de la physiologie du cerveau » (99).

Il n'en est pas moins certain que cette région joue un rôle primordial dans le mécanisme de la mise en jeu, de l'exécution et du contrôle des mouvements volontaires et réflexes.

Les recherches cliniques très abondantes montrent que la plupart des lésions de ces territoires se tradui-

sent (entre autres) par des troubles divers de motricité tels que : chorée, athétose, tremblements, ataxie, incoordination, hypo ou akinésie, troubles des actes combinés, disparition de la synergie du tronc et des membres inférieurs, diminution ou exagération du tonus musculaire, etc., etc. Que ces troubles se caractérisent par l'impossibilité de mouvoir un muscle isolément, par le manque de mesure apporté dans la production d'un mouvement, etc., tous sont la manifestation d'un manque évident de coordination : selon le mot de C et O. Vogt : « l'automatisme primaire est grossièrement affecté ».

Les travaux expérimentaux sont également très nombreux. Disons seulement que depuis longtemps on a observé la très grande différence que présentent les troubles très légers de motricité qui suivent les décérébrations dites suprathermiques, des troubles graves entraînés par les décérébrations infrathermiques ou totales. Il nous semble que le mieux à faire pour indiquer l'effet des différentes sections encéphaliques est de rappeler les très complètes expériences de MAGNUS et de RADEMAKER (72 et 82 bis). Au cours de ses recherches sur les relations entre les réflexes posturaux et les centres supérieurs, MAGNUS a en effet été amené à sectionner sur le chat le tronc cérébral à différents niveaux. Voici, du point de vue qui nous intéresse, c'est-à-dire la coordination des mouvements, le résultat de ces recherches désormais classiques.

La figure 2 empruntée à MAGNUS (72) indique les niveaux de ces différentes sections.

La section I passe dorsalement au milieu du thalamus, ventralement par le bord antérieur du corps mammillaire : l'animal ainsi obtenu est dit « thalamique » : il possède comme l'animal intact le pouvoir de coordination, marche, court, saute, etc.

La section II passe dorsalement entre le thalamus et les tubercules quadrijumeaux, ventralement à travers la portion antérieure de noyau rouge. L'animal ne diffère du précédent que par la perte du pouvoir thermo-

régulateur, mais la coordination des mouvements est toujours bonne, la répartition du tonus entre les extenseurs et les fléchisseurs normale, les réflexes posturaux sont présents.

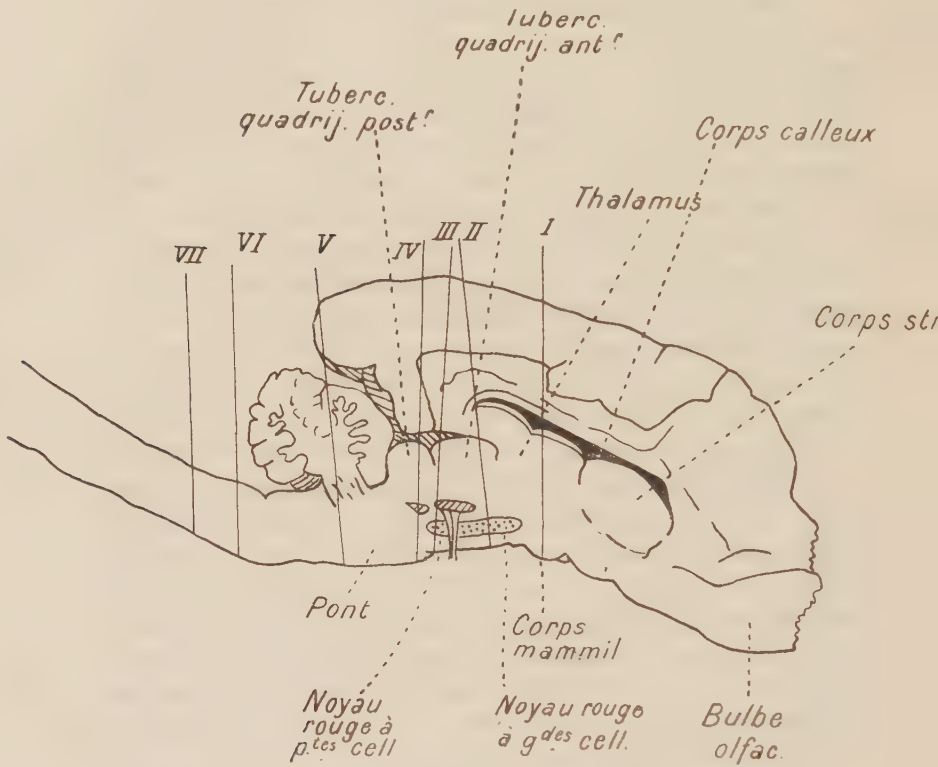


Fig 2

Diagramme de Magnus
indiquant les différents niveaux des sections faites sur le chat.

La section III, qui passe au niveau de la portion postérieure du noyau rouge, et la section IV, un peu en arrière de la précédente, déclanchent chez l'animal l'état de rigidité de décérébration : le tonus des extenseurs est très exagéré, celui des fléchisseurs pratiquement nul; la coordination a disparu, seuls persistent les réflexes du cou et les réflexes labyrinthiques.

Les sections suivantes V, VI et VII nous intéressent moins directement : la rigidité de décérébration disparaît ainsi que les réflexes du cou. La section VIII donne l'animal spinal proprement dit.

On voit, d'après ce qui précède, que l'intervention peut supprimer le thalamus (section II) sans entraîner la perte de la coordination, mais que lorsqu'elle atteint le mésencéphale et, plus spécialement, le noyau rouge, apparaissent des troubles très importants dans la répartition du tonus dans les muscles antagonistes; c'est alors que les mouvements cessent brusquement de s'accomplir de façon coordonnée.

Nous nous sommes demandé si cette perte de coordination coïnciderait, comme les expériences de Madame LAPICQUE sur la grenouille permettaient de le prévoir, avec une perte de subordination des neurones moteurs, et quel était le rapport des chronaxies des antagonistes quand extenseurs et fléchisseurs sont dans un état tonique aussi dissemblable qu'ils le sont pendant la rigidité de décérébration.

TRAVAUX PERSONNELS

I. — TECHNIQUE.

Nos recherches sur le rôle des noyaux gris centraux ont été faites sur le chien. La technique utilisée pour la prise des mesures a été exactement la même que celle déjà décrite à propos de nos expériences sur les ablations de l'écorce (p. 57). La technique opératoire, elle aussi, n'a différé de celle utilisée dans ces expériences que par le niveau des sections pratiquées dans l'encéphale.

Sur l'animal anesthésié au chloroforme, l'écorce était mise à nu, la section était produite par un rapide coup de bistouri. Ces sections, dont la localisation a toujours été vérifiée par un examen *post-mortem*, ont presque toutes reproduit la section III de MAGNUS, c'est-à-

dire étaient effectuées le long d'un plan transversal venant aboutir du côté ventral entre les tubercules quadrijumeaux antérieurs et postérieurs.

A la suite d'un assez grand nombre de ces interventions nous avons observé de profondes syncopes respiratoires. Dans quelques très rares cas, ces syncopes ont précédé une mort rapide de l'animal, mais dans la majorité des expériences il a suffi de pratiquer la respiration artificielle pendant des temps pouvant varier de 5 à 30 minutes, pour voir réapparaître les mouvements respiratoires. Ceux-ci reprenaient généralement à des rythmes de Cheynes-Stokes à périodes très espacées, et ce n'est souvent qu'après une ou deux heures qu'on pouvait voir le retour à la normale.

Au point de vue du comportement de l'animal après l'expérience, nous avons observé deux états possibles :

1° dans quelques cas, paralysie flasque des quatre membres qui n'a pas cessé jusqu'à ce qu'on sacrifie l'animal;

2° au cours d'un grand nombre d'expériences nous avons pu noter des cas typiques de rigidité de décérébration, les conditions d'apparition de cette rigidité se montrant d'ailleurs assez variables; en effet, dans huit expériences la rigidité est apparue immédiatement après la section, dans une expérience, deux heures seulement après l'intervention, dans deux autres cas enfin, la rigidité ne s'est manifestée que lorsque l'animal était couché sur un plan presque vertical (position obtenue par rotation de la table d'opération autour d'un axe horizontal) et disparaissait dès que le plateau était ramené dans un plan horizontal. Chaque fois qu'il s'est produit une syncope consécutive à l'opération, la rigidité a disparu pendant cette période pour reparaitre en même temps que les mouvements respiratoires. Elle cessait également par administration de chloroforme et se rétablissait dès que l'action de ce dernier avait cessé. En général, la rigidité, si elle s'établissait, persistait jusqu'à ce qu'on sacrifie l'animal; dans quelques cas cependant

elle ne s'est maintenue qu'une ou deux heures, et les mesures ont été prises sur le chien flasque, Si elle était présente, la rigidité était presque toujours augmentée par l'introduction de l'électrode relativement rigide, glissée entre les muscles jusqu'au point moteur, cette augmentation étant due évidemment à un réflexe myotatique

3° Notons enfin que, dans un seul cas, nous n'avons observé ni paralysie flasque, ni rigidité, mais des mouvements cloniques d'une patte qui n'ont d'ailleurs duré qu'une demi-heure, et avaient cessé lors de la prise des mesures.

II. — RÉSULTATS.

Les résultats numériques sont consignés dans les tableaux n° 5, 6 et 7. Le tableau n° 5 réunit la première série d'expériences, où, cherchant seulement à savoir si après la section le rapport des chronaxies des antagonistes persistait ou devenait égal à l'unité, nous avons pris des mesures de chronaxie seulement après l'opération.

TABLEAU N° 5

	Ext. com. des orteils		Long fléch. des orteils		E/F(1)
	Rh	τ	Rh	τ	

CHIEN N° 1' :					
Section rétro-thalamique.					
3 heures après. Table horizontale,					
pas de rigidité	30	22	37	20	1,1
Table à 45° : rigidité	37	15	38	16	1
Table horizontale : rigidité cesse..	33	14	41	15	1
Table à 45° : rigidité réapparaît...	31	14	42	14	1

CHIEN N° 2' :					
Section rétro-thalamique.					
3 h. 15 après. Respiration normale.					
Table horizontale : pas de rigidité..	29	18	25	24	0,75
Table à 45° : rigidité	26	17	44	18	1
Table horizontale : pas de rigidité..	25	19	37	14	1

(1) Rh = rhéobase en volts, τ = chronaxie en 1/1000^e de microfarad.

(2) $E/F = \frac{\text{chronaxie de l'extenseur}}{\text{chronaxie du fléchisseur}}$ Sans spécifications les mesures sont prises sur la patte postérieure droite.

CHIEN N° 3' :

Section infrathalamique.

4 heures après. Rigidité en position horizontale	20	15	23	17	0,9
--	----	----	----	----	-----

CHIEN N° 4' :

Syncope de 20 minutes.

3 heures après. Respiration normale, table horizontale	15	21	55	18	1,1
--	----	----	----	----	-----

Section rétrothalamique.

CHIEN N° 5' :

Section infra-thalamique.

Rigidité instantanée.

45 minutes après. Rigidité moins prononcée.

2 h. 30 après. Flaccidité.

3 h. 15 »	25	18	50	20	0,9
-----------------	----	----	----	----	-----

4 heures »	22	13	14	15	0,9
------------------	----	----	----	----	-----

CHIEN N° 6' :

Section infra-thalamique.

Rigidité immédiate, tremblement des membres antérieurs.

2 heures après	7	61	35	60	1
----------------------	---	----	----	----	---

2 h. 10 après. Chloroforme. La rigidité cesse	9	55	23	55	1
---	---	----	----	----	---

2 h. 20 après. On cesse le chloroforme, la rigidité réapparaît et se maintient	13	59	20	54	1,1
--	----	----	----	----	-----

CHIEN N° 7' :

Section infra-thalamique.

Rigidité immédiate. Syncope de 15 minutes. La rigidité dure environ 2 heures. Elle cesse quand on introduit les électrodes.

2 h. 40 après	14	50	20	49	1
---------------------	----	----	----	----	---

Dans le tableau n° 6 se trouvent les expériences où une série de mesures a été prise sur l'animal intact, une autre série après l'opération.

TABLEAU N° 6

	Ext. com.(1) des orteils		Long fléch. des orteils		E/F
	Rh	τ	Rh	τ	
CHIEN N° 1 :					
Normal	14	14	21	32	0,44
Section rétro-thalamique. Rigidité immédiate. Syncope de 10 min.					
1 heure après. Rigidité.					
2 h. 10 après. Mouvements cloniques des pattes	32	45	18	35	1,2
2 h. 40 après. Mouvements cessent..	37	41	26	35	1,1
CHIEN N° 2 :					
Normal	20	55	26	20	2,7
Section rétro-thalamique. Rigidité immédiate. Syncope de 20 min.					
40 minutes après. Rigidité très forte qui se maintient pendant toutes les mesures	19	17	18	21	0,8
CHIEN N° 3 :					
Normal (patte postér. droite)	22	30	22	50	0,6
Section rétro-thalamique. Rigidité. Syncope. Rigidité reparait plus prononcée à droite.					
3 h. 45 après. Patte postér. droite..	18	42	14	40	1
4 h. 45 après. Patte antér. droite...	17	50	15	47	1,1
CHIEN N° 4 :					
Normal. Patte postérieure droite....	12	18	15	26	0,7
» » » gauche ..	9	24	17	34	0,7
Section infra-thalamique. Rigidité très marquée qui persiste.					
4 heures après. Patte postér. gauche	13	23	21	23	1
4 h. 30 après. Patte postér. droite..	17	50	15	47	1,1
4 h. 35 après. Chloroforme. Flacci- dité. Patte postérieure droite	27	26	14	28	0,95
CHIEN N° 5 :					
Normal. Patte postérieure droite....	10	50	14	25	2
» » » gauche ..	7	65	21	28	1,7
Section infra-thalamique. Pas de ri- gidité. Respiration : 150 par min.					
2 heures après. Rigidité. Respiration beaucoup plus lente et plus pro- fonde.					
4 heures après. Rigidité aux pattes postérieures seulement.					
4 h. 45 après. Chien flasque :					
Patte gauche	14	17	18	23	1,1
» droite	16	70	18	37	1,9
5 h. 15 après. Chloroforme. Patte droite	21	53	18	40	1,35

(1) Voir tableau n° 5.

Enfin le tableau n° 7 consigne 2 expériences où l'opération a pu être pratiquée en 2 temps :

- a) ablation de la région corticale sensitivo-motrice;
- b) ablation des corps opto-striés, noyaux basilaires, etc. Ces expériences, assez démonstratives, car elles font ressortir nettement la différence entre la première et la deuxième intervention, sont peu nombreuses, car, dans nos conditions d'expérimentation, il était difficile de pratiquer la seconde section sur un animal déjà affaibli par l'ablation de l'écorce sans entraîner la mort.

TABLEAU N° 7

	Ext. com.(1) des orteils		Long fléch. des orteils		E/F
	Rh	τ	Rh	τ	
CHIEN N° 1 :					
Normal	22	23	25	52	0,45
Ablation étendue de la région motrice.					
3 h. 30 après	14	50	25	27	1,9
3 h. 45 après. Section infra-thalamique. Pas de syncope, pas de rigidité.					
6 h. 45 après. Pas de rigidité.....	9	45	21	42	1
CHIEN N° 2 :					
Destruction de la région motrice.					
2 heures après. Chien calme	19	30	25	19	0,57
2 h. 15 après. Section infra-thalamique. Syncope de 5 min. Rigidité pendant 30 min. seulement.					
6 heures après	22	29	26	24	1,2

De l'ensemble de ces mesures il ressort :

1° que dans 13 cas sur 14, *la section des noyaux centraux a été suivie par l'égalisation parfaite des chronaxies des muscles antagonistes* (mesurées dans les quelques heures qui ont suivi l'opération).

Notons que dans le seul cas où nous n'avons pas observé d'égalisation, mais seulement rapprochement (exp. V, tabl. 2), l'administration d'un anesthésique s'est mon-

(1) Voir tableau n° 5.

trée également incapable de ramener à l'unité le rapport des chronaxies; il est donc permis de supposer dans cette expérience, soit une erreur systématique dans les mesures, imputable par exemple à une mauvaise position de l'électrode, soit une valeur pathologiquement augmentée de la chronaxie de l'extenseur (nettement plus grande que la moyenne des mesures habituelles).

2° L'égalisation s'est produite indifféremment au niveau de la grande chronaxie, au niveau de la petite ou à un niveau intermédiaire. (KAJIWARA (45) et nous-mêmes (7-8) avons déjà noté ce fait lors de l'égalisation des chronaxies par des anesthésiques ou par interventions diverses sur le système nerveux.)

3° Il ressort, comme cas particulier des résultats énoncés ci-dessus que *pendant la rigidité de décérébration* (en période aiguë) *les chronaxies des muscles antagonistes sont égales.*

On sait que la rigidité de décérébration, connue depuis les célèbres expériences de SHERRINGTON de 1898 (98) est, d'après les expériences récentes de RADEMAKER (82 bis), attribuée à la disparition de l'action exercée par la portion du noyau rouge à grosses cellules, qui serait le centre dirigeant la répartition normale du tonus, c'est-à-dire freinant les mécanismes toniques bulbo-spinaux. Ceux-ci, libérés par la section, permettent l'établissement par voie réflexe d'un tonus exagéré des extenseurs (dans lesquels les réflexes myotatiques jouent, chez la généralité des mammifères, beaucoup plus que dans les fléchisseurs), ce tonus constituant la rigidité de décérébration en extension classique.

Il semble ressortir de nos mesures que, dans les cas de rigidité, les valeurs absolues des chronaxies sont plus petites que les valeurs habituelles.

Il semble curieux que les neurones moteurs des fléchisseurs et des extenseurs (muscles qui dans la rigidité de décérébration sont dans des états de contraction si différents) aient cependant la même chronaxie. Ce fait s'accorde cependant parfaitement avec la tendance actuelle

qui explique le fait que cette rigidité apparaît en extension non par une répartition différente des influx moteurs centrifuges provoquant la mise en activité des seuls extenseurs, mais par un phénomène mécanique périphérique dû à la prépondérance des extenseurs sur les fléchisseurs.

Telle est l'opinion de WACHHOLDER : « Die Enthirnungstarre ist, wenn gut ausgesprägt, nicht durch einseitige Anspannung nur der Streckmuskeln charakterisiert, sondern durch gleichseitige Innervation sowohl der Beuger als auch der Strecker. Sie ist eine allgemeine Versteifungsinervation... Die Streckstellung der Glieder... ist ein Beweis für eine einseitige zentrale Innervationsverteilung, sondern erklärt sich schon durch das periphere Ueberwiegen der mechanischen Wirkung der Strecker über die Beuger. » (106) (1).

III. — CONCLUSION.

Alors que l'ablation de l'écorce chez le chien et chez le rat laisse persister un rapport des chronaxies des muscles antagonistes tout à fait comparable à celui qu'on observe chez l'animal intact, toute section pratiquée postérieurement aux noyaux centraux et basilaires ramène ce rapport à l'unité, au moins pendant la journée qui suit l'intervention. C'est donc dans la région thalamomésencéphalique qu'il faut situer le centre supérieur dont le contrôle s'exerce à l'état normal sur l'excitabilité des neurones moteurs et qui maintient entre ceux des muscles antagonistes un rapport chronaxique permettant le fonctionnement coordonné de ces muscles.

(1) Signalons que nos résultats sont en complète opposition avec les chiffres obtenus par MARINESCO, SAGER et KREINDLER en 1930 sur le chat en état de rigidité de décérébration. Ils ont en effet observé que sur ces animaux les chronaxies des antagonistes se trouvent dans un rapport de 1 à 2. Nous ne savons à quoi attribuer ces différences de résultats. Nous avons déjà signalé des différences entre leurs chiffres et les nôtres à propos de mesures prises après ablation de l'écorce (voir p. 63, note 1).

Il est intéressant de rapprocher ces résultats de ceux que l'année dernière (1933) H. SCHRIEVER a obtenu sur la grenouille en étudiant l'effet de sections en série de l'axe nerveux sur les réflexes médullaires (96-97). Nous avons déjà dit (p. 15) que les caractères des lois de sommation de ces réflexes pouvaient traduire l'existence ou la non existence d'un état de subordination des neurones médullaires. Or SCHRIEVER a pu observer que les sections respectives *a)* de l'écorce, *b)* de la totalité du télencéphale, *c)* du diencéphale, *d)* du plafond du mésencéphale ne modifiaient nullement les courbes voltage-intervalle à faible coefficient angulaire, caractérisant les réflexes chez l'animal intact. Au contraire quand il sectionnait *e)* la totalité mésencéphale, *f)* le rhombencéphale, *h)* la moelle cervicale et thoracique, il obtenait une courbe très relevée indiquant vraisemblablement que l'action des centres supérieurs sur les chronaxies des neurones intercalaires avait cessé de se manifester. C'est donc dans le plancher du mésencéphale qu'il localise les centres maintenant les neurones médullaires en état de subordination. Ces expériences qui s'accordent avec les nôtres indiquent bien la très grande importance au point de vue coordination et subordination de la région mésencéphalique.

CHAPITRE V.

ROLE DE LA MOELLE DANS LA REGULATION DES CHRONAXIES DE SUBORDINATION

Si l'on s'en tient aux résultats indiqués dans le chapitre précédent, on est obligé de conclure que l'animal protubérantiel et, à *fortiori*, l'animal spinal, sont privés de toute possibilité de subordination. Cela découle tant des travaux de Mme LAPICQUE, puis de SCHRIEVER, sur la grenouille (60) et (96-97), que de nos propres mesures, effectuées sur le chien.

Or on sait qu'une relation étroite existe entre le maintien par subordination d'un certain hétérochronisme entre les muscles antagonistes et la coordination des mouvements. Cette relation est théoriquement nécessaire pour expliquer la possibilité d'un choix, fait par l'influx nerveux, d'un neurone moteur à l'exclusion d'un autre, choix qui seul permet l'exécution de mouvements simples ou combinés, mais, si élémentaires soient-ils, coordonnés. Dès ses premières recherches sur les phénomènes de subordination L. LAPICQUE avait pressenti, puis énoncé, la nécessité d'une telle relation. Depuis, les travaux successifs de KAJIWARA (45) puis de RUDEANU et de nous-mêmes (87-88-91-7-9), ont confirmé que, chaque fois que par action d'un anesthésique, par destruction ou inhibition momentanée des centres, par destruction d'éléments sensitifs, on observait une égalisation des chronaxies, on constatait simultanément une incoordination des mouvements.

Du rapprochement des deux faits que nous venons d'énoncer : disparition de la subordination avec l'activité des centres encéphaliques, et nécessité de subordination pour l'exécution d'un mouvement coordonné, découlerait l'impossibilité d'expliquer par la théorie de L. LAPICQUE l'existence des réflexes coordonnés chez l'animal spinal. Or de tels réflexes sont depuis longtemps connus et ont été particulièrement étudiés depuis un tiers de siècle, au cours des travaux fondamentaux de SHERRINGTON (26) et des récentes recherches de MAGNUS (72), LIDDELL, GRAHAM BROWN, FULTON (32), etc.

Il ne convient pas d'énumérer ici tous les réflexes qu'il est possible d'éliciter chez l'animal spinal; certains, tels que le réflexe rotulien, le réflexe d'extension, etc., mettent en jeu des mouvements simples, d'autres au contraire, tels que le réflexe de grattement ou le « stepping reflex », mettent en jeu des mouvements combinés, plus ou moins complexes; certains sont directs, d'autres croisés, les uns répondent à une seule stimulation, d'autres demandent la répétition du stimulus, mais tous, quels qu'ils soient exigent, pour leur parfaite exécution, la contraction d'un ou plusieurs muscles à l'exclusion de tout autre. Tous également sont caractérisés par le phénomène d'innervation réciproque de SHERRINGTON, c'est-à-dire que, lorsqu'ils ont lieu, non seulement certains muscles se contractent, mais encore, simultanément, d'autres muscles, également choisis à l'exclusion de tout autre, se relâchent; c'est assez dire que les mouvements qui se produisent lors de la mise en jeu des réflexes spinaux méritent l'épithète de coordonnés.

Pour indiquer de façon évidente la complexité et la précision de l'aiguillage que doit subir l'influx nerveux chargé de provoquer un tel réflexe, nous reproduisons la liste, dressée par SHERRINGTON, des muscles qui jouent un rôle dans l'exécution d'un des plus simples d'entre eux, le « stretch reflex » (chez le chat) :

<i>Entrent en contraction :</i>	<i>Se relâchent :</i>
Ilio psoas	Vastus lateralis
Pectineus	Vastus medialis
Sartorius	Crureus
Tensor fasciæ femoris	Gastro cnemius
Reclus femoris	Soleus
Gluteus minor	Semimembranosus
Gracilis	Biceps femoris anticus
Semitendinosus	Flexor longus digitorum
Biceps femoris posterior	Quadratus femoris
Tenuissimus	Adductor minor
Tibialis anticus	Adductor magnus
Peroneus longus	Rectus femoris.
Extensor longus digitorum.	

Il n'entre donc en jeu dans l'exécution de ce réflexe pas moins de 24 muscles. Ce simple chiffre indique combien il serait difficile d'interpréter un choix aussi compliqué fait par l'influx nerveux entre les différents neurones moteurs, si toutes les chronaxies de ces neurones étaient égales.

C'est pour éclaircir cette question que nous avons entrepris d'étudier les chronaxies des muscles antagonistes chez un animal spinal.

TRAVAUX PERSONNELS

Nous avons déjà insisté sur le fait que les mesures effectuées par nous sur le chien après destruction de la région thalamo-mésencéphalique étaient prises au cours de la journée même où l'animal avait subi l'intervention (de 3 à 6 heures après). A ce moment les réflexes médullaires n'avaient pas encore paru et l'animal se trouvait dans un état de shock partiel.

Notons en passant que cette remarque sur l'état de shock pendant lequel ont été prises nos mesures, n'enlève rien à l'importance que nos expériences permet-

tent d'attribuer à la région thalamo-mésencéphalique au point de vue de la régulation des chronaxies motrices : si nous avons observé l'égalisation des chronaxies des antagonistes, après une intervention supprimant cette région, ce n'est pas à l'état de shock suivant l'opération qu'il faut en attribuer l'origine, car un phénomène de shock n'est pas suffisant pour provoquer cette égalisation : en effet, après des opérations importantes comme la destruction totale de l'écorce, quel que soit l'état de l'animal, et si rapproché que soit le moment de la prise des mesures de celui de l'intervention, nous n'avons jamais obtenu l'égalisation des chronaxies des antagonistes, et les phénomènes de subordination se sont toujours présentés avec la même netteté que sur l'animal intact. Au contraire, après la section décrite dans le chapitre précédent, correspondant à la section III de MAGNUS, de même d'ailleurs que dans toutes les expériences des auteurs qui ont mesuré des chronaxies d'animal spinal, on observe pendant des heures un parfait isochronisme des antagonistes; de même dans les expériences de SCHRIEVER sur la grenouille, c'est un changement brusque et complet des caractères de sommation des réflexes médullaires que l'on observe dès que la section est inférieure au plancher du mésencéphale, tandis que toutes les sections pratiquées antérieurement ne changeaient pratiquement pas les caractères des lois de sommation observées sur l'animal intact, et que toutes les sections effectuées postérieurement n'ajoutaient aucun apport notable au brusque changement survenu.

Il faut donc bien conclure, comme nous l'avons déjà fait, que, à l'état normal, c'est dans la région thalamo-mésencéphalique que s'effectue la régulation des phénomènes de subordination et non à des niveaux inférieurs du système nerveux. Mais, à notre connaissance, aucune comparaison des chronaxies des antagonistes n'avait été effectuée sur un mammifère spinal, présentant des réflexes fonctionnant normalement, c'est-à-dire 24, 36 ou 40 heures après l'opération. C'est dans

ces dernières conditions que nous nous sommes placés pour effectuer ces mesures sur le rat spinal (1).

I. — TECHNIQUE

Nous avons fait ces expériences sur le rat blanc, à cause de sa très grande résistance aux interventions opératoires et de la rapidité de son rétablissement. Les antagonistes étudiés étaient, comme dans les expériences précédentes, les fléchisseurs et les extenseurs communs des orteils des pattes postérieures.

Une ou plusieurs séries de mesures étaient prises sur l'animal intact en excitant les nerfs sciatiques poplités interne et externe, à travers la peau, afin de pouvoir conserver l'animal. Sous anesthésie à l'éther, une petite région de la moelle était mise à nu dans la région thoracique et l'axe nerveux était détruit aux ciseaux fins sur longueur d'environ 1 mm.; la plaie était alors refermée par quelques points de suture. On laissait ensuite s'écouler un temps suffisant pour voir les réflexes réapparaître, c'est-à-dire que la nouvelle série de mesures n'était prise que le lendemain ou, plus souvent, que 2 ou 3 jours après l'opération. Ces mesures étaient faites généralement les nerfs étant chargés sur des électrodes, puisque l'animal était sacrifié à la fin de l'expérience.

II. — RÉSULTATS

Les mesures que nous avons recueillies dans ces conditions sont consignées dans le tableau n° 8. Ces chiffres mettent nettement en évidence que :

1° *Les rats ayant subi une section thoracique de la moelle peuvent, quand ils sont rétablis du choc opératoire, présenter un état de subordination des neurones des pattes postérieures se traduisant par un hétérochronisme marqué entre les chronaxies des muscles antagonistes.*

(1) Cette série d'expériences a été également effectuée en collaboration avec JASPER.

TABLEAU N° 8

		PATTE GAUCHE			PATTE DROITE		
		Flech. (d)	Ext. (d)	E/F (d)	Flech.	Ext.	E/F
RAT N° 1							
20 mars 12 ^h	- Animal intact	45	27	0.6	22	47	2.1
12 ^h 50	- Section thoracique de la moëlle entre la 10 ^e et la 11 ^e vertèbre.						
14 ^h 30	-						
23 mars 9 ^h 30	- Réflexes lents	80	80	1	90	90	1
10 ^h 10	- Muscles réchauffés. Réflexes vifs	60	75	1.2	50	100	2
10 ^h 40	- Section des sciatiques	47	75	1.8	37	75	2
10 ^h 45	-	80	80	1	100	100	1
RAT N° 2							
28 avril 12 ^h	- Animal intact	48	27	0.5	37	45	1.2
1 ^{er} mai 9 ^h 40	- Section de la moëlle entre la 8 ^e et la 9 ^e vertèbre.	25	45	1.8	46	60	1.3
RAT N° 3							
16 mars 11 ^h	- Animal intact	28	20	0.7	16	30	1.9
12 ^h 20	- Section de la moëlle entre la 6 ^e et la 7 ^e vertèbre. Aucun shock.						
17 mars 11 ^h	- Le rat marche en traînant les pattes postérieures. Réflexes de la patte postérieure droite, plus vif que ceux de la patte gauche.	45			80	90	1.3

RAT N° 6

8 mai	15 ^h 45	- Animal intact	35	60	1.7	22	37	1.6
		- Section thoracique de la moëlle entre la 7 ^e et la 8 ^e vertèbre.						
9 mai	10 ^h 30	- Réflexes peu établis	80	85	1			
	10 ^h 55	- Les réflexes s'améliorent à mesure qu'on excite l'animal. Réflexes vifs.	40	85	2.1	37	65	1.7
RAT N° 12								
14 juin		- Animal intact	22	42	1.9	20	46	2.3
	18 ^h 15	- Section thoracique de la moëlle.						
16 juin		- Grosse infection au niveau de la lésion. Pas de réflexes	500	400		400	400	
RAT N° 16								
17 juin		- Animal intact	21	45	2.1	22	40	1.8
	18 ^h	- Section thoracique de la moëlle.						
19 juin	15 ^h	- Réflexes présents mais faibles	16	24	1.5	26	17	0.6
	16 ^h	- Section des sciatiques.						
	16 ^h 40	-	25	22	0.9	16	16	1
RAT N° 21								
22 juin		- Animal intact	23	55	2.3	42	22	0.5
	18 ^h 45	- Section de la moëlle entre la 7 ^e et la 8 ^e vertèbre.						
24 juin	10 ^h	-	19	32	1.6	21	30	1.5
	10 ^h 40	- Section des sciatiques.						
	10 ^h 15	-	55	55	9	45	48	1

(1) F = Chronaxie du fléchisseur en 1/1000^e de microfarad.

E = Chronaxie de l'extenseur.

E/F = Rapport chronaxie de l'extenseur.

E/F = Rapport chronaxie du fléchisseur.

Le rapport de ces chronaxies peut être de l'ordre de 1 à 2 (expérience n° 1 et n° 3); il est souvent un peu plus faible que le rapport observé sur l'animal intact (expériences n° 2, n° 3, n° 6 et n° 7), mais très nettement différent de l'unité.

2° La valeur du rapport des chronaxies des antagonistes est en relation constante avec l'intégrité des réflexes spinaux.

Quelques expériences sont à ce sujet particulièrement typiques; par exemple :

Dans l'expérience n° 1, l'animal, retiré de sa cage, 3 jours après l'expérience, présente des réflexes lents, ses pattes sont froides : le rapport des chronaxies est à ce moment, à la patte gauche, voisin de l'unité; on réchauffe les pattes de l'animal en les plaçant dans le rayonnement d'une ampoule électrique, les réflexes deviennent plus vifs : le rapport des chronaxies de la même patte est maintenant de 1 à 1,8, c'est-à-dire est très voisin de 1 à 2.

Dans l'expérience n° 4, fait analogue. Au début des mesures, les réflexes sont faibles : le rapport des chronaxies de la patte gauche est égal à l'unité. Sous l'action du courant excitant, les réflexes se réveillent : le rapport des chronaxies passe immédiatement à 1/2.

Fait analogue également, dans l'expérience n° 4, où les réflexes sont présents mais peu marqués, les rapports des chronaxies ne sont, respectivement pour chaque patte, que de 1 à 1,5 et de 0,6 à 1, tandis que dans l'expérience n° 1, où les réflexes sont vifs, les rapports sont de 1 à 1,8 et de 1 à 2.

Enfin, dans l'expérience n° 6 où, à la suite d'une grosse infection au niveau de la section médullaire les réflexes sont totalement absents, les chronaxies sont égalisées à des valeurs pathologiquement augmentées.

III. — CONCLUSIONS

Il ressort de ces expériences que, *chez les mammifères, la présence des centres supérieurs n'est pas abso-*

lument indispensable pour maintenir les neurones moteurs dans un état de subordination. Chez l'animal intact, ce sont évidemment ces centres qui dominent et sont chargés de la régulation des chronaxies motrices, la preuve en est que leur suppression provoque un long arrêt de cette régulation; mais nos expériences montrent qu'en leur absence, après un temps plus ou moins long, le tissu médullaire peut à son tour se montrer capable d'exercer sur l'excitabilité des fibres nerveuses une action semblable à celle du tissu nerveux thalamo-mesencéphalique, et, en particulier, est susceptible d'établir entre les chronaxies des antagonistes un rapport permettant la production de mouvements coordonnés. Loin de contredire à la règle établissant une étroite liaison entre la subordination et la coordination des mouvements, la présence de réflexes chez les animaux spinaux en est donc au contraire une confirmation.

Il semble bien qu'on puisse généraliser et dire que, tant qu'il existe du tissu nerveux central où puisse s'établir la jonction de fibres afférentes et efférentes, avec possibilité d'un arc réflexe, il existe dans ce tissu la potentialité de produire le phénomène de subordination.

A l'appui de cette conception, viennent les expériences de Mme LAPICQUE et VAHL (26). Ils ont vu que, chez une grenouille spinale ne présentant pas de subordination, l'injection de caféine produisait une diminution de la chronaxie du nerf moteur du gastrocnémien, alors que sur le nerf isolé, la caféine est sans action.

D'une façon analogue, Mme LAPICQUE a réussi à obtenir une diminution de chronaxie par injection d'une dose de strychnine inférieure à celle qui agit directement sur le nerf. Selon l'expression de VAHL, il semble que dans ces deux cas les poisons « révèlent », par leur action sur la moëlle, la possibilité de subordination qui s'y trouvait, mais ne se manifestait pas.

CHAPITRE VI

ROLE DES CANAUX SEMI-CIRCULAIRES DANS LA REGULATION DES CHIRONAXIES DE SUBORDINATION

Les troubles d'équilibre et de coordination des mouvements qui accompagnent les lésions labyrinthiques sont parmi les faits les plus connus introduits dans la physiologie au cours du siècle dernier. Dans des travaux célèbres, FLOURENS observa et décrivit avec beaucoup de précision les phénomènes essentiels qui les constituent chez le pigeon (1828). On sait que ces troubles se caractérisent principalement, chez cet animal, par des oscillations de la tête dans le plan des canaux lésés, des mouvements de manège, de culbute en avant ou en arrière, l'impossibilité de voler, etc.

GOLTZ montra, en 1870, sur les mammifères, que la marche des animaux dont le labyrinthe est lésé, est très incertaine à cause du manque total d'équilibre.

Ces troubles qui, chez le pigeon, sont relativement légers si l'extirpation des canaux est unilatérale sont, suivant l'expression de DE CYON, « foudroyants », quand l'extirpation est bilatérale : la marche, le vol, la préhension des aliments, le simple maintien d'une position normale sont impossibles (27).

EWALD indiqua que, à la plupart des troubles labyrinthiques correspondent des modifications du tonus des extrémités (1898) (31). Cette remarque a été confirmée par de nombreux travaux récents; ceux de GRAHE, par exemple (37), qui montrent que l'extirpation homolatérale du labyrinthe chez le lapin produit l'extension avec augmentation du tonus des extenseurs de la patte homolatérale, et la flexion avec hypotonie du côté

opposé. Que ces troubles toniques soient, en grande partie, des effets secondaires dus, non à une action directe du labyrinthe, mais aux réflexes de posture du cou, de la tête ou du tronc dont les positions sont, elles, directement provoquées par les troubles labyrinthiques, c'est un fait qui ne fait aucun doute depuis les travaux de MAGNUS et de DE KLEYN (72) et dont il faut tenir compte dans l'énoncé des résultats de nos expériences. Ceux-ci n'expriment, en effet, que la résultante de phénomènes d'origine complexe.

TRAVAUX PERSONNELS

Bien que dans leur origine, les troubles labyrinthiques soient différents de ceux dus à l'action directe d'un anesthésique sur le système nerveux central (de l'ivresse par exemple), bien qu'ils soient également assez différents de ceux que l'on constate dans les cas de lésions cérébelleuses, ils s'apparentent cependant à eux par certaines manifestations communes; en particulier par la difficulté qu'éprouve l'individu qui les ressent à effectuer normalement des mouvements habituels tels que la marche, le vol, le saut, la préhension d'un objet, etc.; l'individu présentant des troubles labyrinthiques éprouve, de même que celui qui se trouve sous l'action d'un anesthésique central, ou celui dont le cervelet a été lésé, une grande difficulté dans l'accomplissement de mouvements coordonnés et harmonieux. L'harmonie des mouvements étant, comme nous l'avons vérifié maintes fois, corrélative au maintien du rapport normal des chronaxies des antagonistes, il nous a paru intéressant de rechercher si, quand cette harmonie était rompue lors des troubles vestibulaires, les rapports normaux des chronaxies étaient eux aussi détruits, comme cela se produit au moment des troubles de coordination dus à des troubles centraux.

Nous avons utilisé le pigeon comme animal d'expérience, à cause de la très grande facilité d'accès de ses

canaux semi-circulaires. C'est sur cet animal qu'au cours de recherches précédentes, effectuées par RUDEANU et nous-mêmes, nous avons étudié les variations apportées dans les chronaxies des muscles antagonistes par les changements de posture des membres (voir RUDEANU, thèse). On sait que cette influence réflexe de la posture sur les chronaxies de subordination, qui avait été observée pour la première fois par L. et M. LAPICQUE (57), a été également constatée sur l'homme par H. LAUGIER, LIBERSON et B. NEOUSSIKINE (65). Chez le pigeon nous avons retrouvé le phénomène avec beaucoup de netteté en le recherchant sur les extenseurs des orteils : le passage de la patte de la position d'extension forcée à celle de flexion forcée entraînait toujours un changement des chronaxies des antagonistes, ce changement ayant très souvent pour résultat d'inverser le rapport de ces chronaxies, c'est-à-dire que généralement la plus grande chronaxie était diminuée et la petite chronaxie augmentée.

A la suite de ces recherches, nous avons constaté, sur le même animal, que la suppression de l'activité du cervelet entraînait une parfaite égalisation des chronaxies des muscles antagonistes, à laquelle s'ajoutait une disparition totale de l'influence des variations de posture sur les chronaxies (voir RUDEANU, thèse, 86).

Nous nous sommes donc également posé, au cours de nos recherches sur les canaux semi-circulaires, les questions suivantes :

1) Les troubles dus à la suppression des canaux entraînent-ils l'égalisation des chronaxies des antagonistes ?

2) Coïncident-ils avec la disparition de l'influence réflexe de la posture sur les chronaxies ?

D'autre part, on sait que les troubles d'équilibre et de coordination provoqués par des lésions labyrinthiques comportent deux stades : un premier stade où ces troubles sont très marqués (oscillations incessantes de la tête, mouvements de rotation, marche complètement

impossible, etc.), et un stade durable, se traduisant par des troubles beaucoup plus légers, tels que de faibles modifications du tonus des membres. A ce stade, par suite de phénomènes de compensation, l'animal lésé a un comportement presque identique, pour un œil non prévenu, à celui d'un animal normal. Nous nous sommes donc posé aussi la question suivante :

3) Les troubles chronaxiques, s'ils existent, disparaissent-ils au cours de la guérison ?

I. — TECHNIQUE

Ainsi que nous l'avons dit dans le premier chapitre, le pigeon est un animal à la fois d'une grande docilité et d'une grande fragilité, qu'il est non seulement inutile, mais nuisible de maintenir par un appareil de contention, surtout lorsque, comme c'était le cas dans nos expériences, les mesures doivent être prises sur les pattes. Nous nous sommes contentés, pour l'opérer, de le maintenir roulé dans une serviette.

La destruction des canaux semi-circulaires est extrêmement facile. Il suffit, comme on sait, de désinsérer les muscles de la nuque et de les écarter légèrement. On voit alors apparaître en transparence le canal horizontal, et le canal vertical; pour le mettre à nu, ainsi que le canal sagittal qui les entoure, on écrase doucement à la pince le tissu osseux spongieux qui les recouvre en évitant de provoquer une hémorragie qui, répandant du sang dans ce tissu, rendrait la fin de l'opération presque impossible, et suffirait en outre, pour produire une excitation du labyrinthe. Quand les trois canaux sont dégagés, il est facile, avec des ciseaux fins et des pinces fines de les ouvrir et de les détruire, chacun sur quelques millimètres, en ayant toujours grand soin de ne pas léser les vaisseaux qui les accompagnent.

Les antagonistes étudiés étaient les fléchisseurs et les extenseurs des orteils. Les mesures étaient prises en excitant les nerfs sciatiques poplités interne et externe.

On accède facilement à ces filets en écartant les muscles de la cuisse, au-dessus du creux poplité. On sépare alors très délicatement les deux branches du sciatique et on les charge successivement sur l'électrode négative en ébonite et argent chloruré, constituée ainsi que nous l'avons indiqué au premier chapitre. Une anode indifférente est placée dans le cloaque. Pendant la prise des mesures l'animal dont les ailes sont liées est légèrement fixé sur la table d'opération, les pattes complètement libres. Afin d'étudier l'influence de la posture, les mesures sont toujours prises, pour chaque nerf, en maintenant la patte, à la main, alternativement dans deux positions extrêmes :

- 1) extension complète de la cuisse et de la jambe.
- 2) flexion complète de la cuisse sous le corps et de la jambe sous la cuisse.

Nous insistons à nouveau sur la nécessité d'opérer très soigneusement, tant dans la dissection que dans le chargement du nerf sur l'électrode ou dans le changement de position de la patte lorsque le nerf est dans l'électrode : le moindre tiraillement des filets nerveux ou la plus petite hémorragie risquent en effet d'entraîner des modifications d'excitabilité et, parfois, une paralysie momentanée de la patte.

Dans beaucoup d'expériences, comme le sens seul du résultat nous intéressait (et non les valeurs relatives des chronaxies de l'animal opéré par rapport à celle de l'animal normal), nous n'avons pas pris de mesures initiales sur l'animal intact. Les excitations étant faites, non à travers la peau, mais sur le nerf, il était préférable d'en faire le moins possible, chaque passage du nerf sur l'électrode pouvant être une source de lésion. Les mesures étaient, en général, prises peu de temps après l'opération. Dans les cas où nous avons voulu étudier les chronaxies après la disparition des premiers

troubles, nous avons conservé les animaux opérés plusieurs semaines, observant ce délai, non seulement pour que les animaux aient récupéré un comportement normal, mais encore pour que les nerfs n'aient conservé aucune trace des interventions nécessitées par la première série de mesures.

Nos expériences peuvent se grouper comme suit :

1) Destruction des canaux des deux côtés simultanément.

2) Destructiions unilatérales.

3) Destructiions bilatérales effectuées en laissant s'écouler un certain temps entre l'intervention pratiquée d'un côté et celle pratiquée du côté opposé.

II. — RÉSULTATS

1) *Destructiions bilatérales.*

Nous avons opéré 7 pigeons, en leur détruisant au cours d'une opération unique les canaux droits et les canaux gauches. Chaque fois, nous avons observé les troubles classiquement décrits : perte totale de l'équilibre, oscillations incessantes de la tête, impossibilité de la marche ou du vol. Les résultats numériques sont consignés dans le tableau n° 9.

a) Toutes les mesures prises peu après l'opération (de 1 à 4 heures) ou 24 heures après, indiquent avec une grande netteté le phénomène suivant : *durant les troubles labyrinthiques marqués qui suivent les destructiions bilatérales et simultanées des canaux, les chronaxies des fléchisseurs et des extenseurs sont égalisées, et les changements de posture de la patte ne modifient plus ces chronaxies* (1).

b) Dans 3 expériences (n° 4, 5 et 6) nous avons attendu la guérison de l'animal et pris des mesures

(1) Nous signalons 2 mesures prises après destruction des canaux ne montrant pas une égalisation des antagonistes (expérience n° 3 patte droite en extension, expérience n° 7 id.). Ces deux mesures rapportées au nombre total des mesures effectuées après destruction, qui est 56, constituent une exception de moins de 4 %.

7 semaines après l'opération. A ce moment, les animaux marchaient normalement et se distinguaient à grand peine (sauf dans le vol resté maladroit) d'animaux normaux. Dans les 3 cas nous avons constaté que *les rapports des chronaxies des antagonistes avaient des valeurs analogues à celles observées sur l'animal intact, et que les changements de posture modifiaient les valeurs de ces chronaxies.*

Nous signalons comme particulièrement typique l'expérience n° 6 :

Une première série de mesures est prise alors que les canaux viennent d'être mis à nu, mais ne sont pas encore détruits. L'animal ne présente aucun trouble, le rapport des chronaxies des antagonistes est nettement différent de l'unité, le passage de la patte de la position étendue à la position fléchie augmente les chronaxies des fléchisseurs et diminue celle des extenseurs sur les deux pattes (1).

On détruit alors les 6 canaux; les chronaxies s'égalisent toutes au niveau des grandes chronaxies, quelle que soit la position de la patte.

Enfin, une dernière série de mesures est prise 48 jours après : les rapports des chronaxies des fléchisseurs et des extenseurs est de nouveau nettement différent de l'unité et la chronaxie d'un même nerf est modifiée quand la position de la patte est changée.

Il est inutile de dire qu'il ne faut pas s'attendre à retrouver sur l'animal guéri des rapports de chronaxies de même sens que ceux que l'on a obtenus une première fois sur l'animal intact; rien, en effet, nous le savons, n'est plus changeant, d'un instant à l'autre, que les chronaxies de subordination, et ce serait une pure coïncidence que deux séries de mesures isolées correspondent à des groupements identiques des chronaxies.

(1) Ceci prouve que les phénomènes d'égalisation de chronaxie observés après la destruction des canaux sont bien spécifiques et non dus à un état de choc opératoire, puisque, après la plus grosse partie de l'intervention : désinsertion des muscles, écrasement du tissu osseux, etc..., aucun trouble chronaxique ne se présente.

TABEAU N° 9
Destructions bilatérales en un temps

PIGEON N° 1		PATTE DROITE				PATTE GAUCHE			
		S.p.i. (4) Rh (4) τ	S.p.e. (4) Rh τ	S.p.e. S.p.i.		S.p.i. Rh τ	S.p.e. Rh τ	S.p.e. S.p.i.	
14 déc. 15 ^h 30	- Destruction bilatérale des canaux. Pas d'hémorragie à droite. Forte hémorragie à gauche. Troubles très nets. L'animal se déplace difficilement en battant des ailes.								
16 ^h 30	-	Extens. Flexion E/F	34 31 34 32 1	9 33 14 33 1	1 1 1	28 33 16 31.5 1	16 33 11 33 1	1 1 1	
PIGEON N° 2									
15 déc. 10 ^h 30	- Destruction bilatérale des canaux. Pas d'hémorragie. Troubles nets.								
12 ^h 30	-	Extens. Flexion E/F	65 24 45 33 1	22 24 23 26 1	1 1.1 1	52 25 23 24 1	13 28 6 28 1	1.1 1.1 1	
PIGEON N° 3									
19 déc. 15 ^h 15	- Destruction des canaux. Troubles marqués. Si on ne l'excite pas, l'animal reste immobile. Excité, ne peut faire quelques pas qu'en battant des ailes et en basculant vers l'avant.								
17 ^h	-	Extens. Flexion E/F	65 18 26 21.5 0.9	65 18 63 18 1	1 0.9 1	29 31 79 18 0.55	27 18 72 21 0.9	0.55 1.1 1.1	
PIGEON N° 4									
19 déc. 16 ^h 30	- Destruction des canaux. Incoordination très marquée. Ne peut se tenir debout.								
20 déc. 15 ^h	- Troubles atténués, tient sur ses pattes, mais tombe dès qu'il marche. Lâché en l'air bat des ailes et retombe à terre.	Extens. Flexion E/F	72 25 90 25 1	27 25.5 53 30 0.8	1 1.2 1	30 25 24 24 1	36 25 17 24 1	1 1 1	

6 fév.	- Plus de troubles de coordination des pattes. Marche normale	Extens. Flexion E/F	20 40	31 20	34 50	45 27	1.4 1.6	1.4 1.4	31 45	28 20	22 21	20 26	0.7 1.3
PIGEON N° 5													
20 déc.	18 ^h 45 - Destruction des canaux. L'animal ne peut tenir sur les orteils. Poussé, se traîne les jambes écartées. Léger tremblement.												
21 déc.	16 ^h 45 - Tient sur les orteils mais ne se déplace pas sans tomber	Extens. Flexion E/F	62 42	25 25	42 19	30 25	1.1 1.1	1.1	34 34	24 25	17 42	26 25	1 1
7 fév.	- Plus aucun trouble dans la marche	Extens. Flexion E/F	75 —	57 —	72 62	44 27	0.7 0.7	0.7	30 52	47 30	44 25	24 34	0.5 1.1
PIGEON N° 6													
22 déc.	12 ^h 45 - Mise à nu des canaux des deux côtés en les laissant intacts. Pas traces de troubles. Animal normal	Extens. Flexion E/F	45 37	22 20	75 26	31 14	1.4 0.5	1.4	36 36	18 28	51 38	30 21	1.6 0.7
14 ^h	- Destruction des canaux. L'animal peut tenir sur ses pattes mais tombe dès qu'il se déplace	Extens. Flexion E/F	41 25	33 34	55 44	32 32	1 1	1	14 30	31 32	10 31	31 31	1 1
8 fév.	- Plus de troubles apparents	Extens. Flexion E/F	29 23	22 34	22 11	42 52	1.9 1.5	1.9 1.5	22 31	32 45	20 13	47 38	1.4 0.4
PIGEON N° 7													
23 déc.	12 ^h - Destruction des canaux. L'animal ne peut se tenir sur les pattes ni se déplacer. Le nombre de canaux lésés est incertain, car forte hémorragie.	Extens. Flexion E/F	61 62	39 35	41 10	36 35	0.9 1	0.9 1	10 16	34 33	19 12	26 28	0.7 0.8
18 ^h 45	-	Extens. Flexion E/F	61 62	39 35	41 10	36 35	0.9 1	0.9 1	10 16	34 33	19 12	26 28	0.7 0.8

(4) S.p.i. = sciatique poplitée interne; S.p.e. = sciatique poplitée externe.
 Rh = rhéobase; τ = chronaxie en 1/1000^e de microfarad.
 S.p.i. = chronaxie du s.p.i.
 S.p.e. = chronaxie du s.p.e.

2) *Destructions unilatérales.*

Les destructions unilatérales nous ont fourni des résultats complexes, variables, difficiles à interpréter. Ces résultats sont déjà assez complexes quant au comportement : souvent les animaux présentaient, pendant les 10 à 20 minutes qui suivent l'opération, des mouvements de manège du côté opéré; souvent ils boitaient de ce même côté en présentant une hypotonie marquée de la patte; en général, la marche était difficile, mais non impossible comme dans le cas des ablations bilatérales : le caractère dominant l'allure générale de l'animal était un abattement complet; la plupart des pigeons opérés restaient immobiles dans le coin de la pièce où on les avait posés et ne se déplaçaient que si on les y forçait.

Les résultats numériques apparaissent très variables :

a) Du point de vue du rapport des chronaxies des antagonistes, on peut classer les résultats comme suit :

Le nombre total d'expériences étant de 14 (dont 11 se trouvent intégralement dans le tableau n° 10 et dont 3 sont constituées par la première partie des expériences du tableau n° 11) et toutes les ablations étant faites du côté droit, nous avons observé :

2 cas d'égalisation sur les 2 pattes (n° 9 et 19).

3 cas d'égalisation à droite et non à gauche (n° 14, 15 et 21).

1 cas d'égalisation à gauche et non à droite (n° 20).

4 cas où les rapports sont restés normaux (n° 8, 10, 16 et 17).

Enfin, 4 cas douteux, les mesures étant incomplètes.

Ajoutons qu'aucune différence systématique dans les valeurs des chronaxies du côté lésé par rapport au côté sain n'est à signaler.

b) Du point de vue de l'influence de la posture, on peut indiquer le fait suivant : dans la plupart des cas où l'une, l'autre ou les 2 pattes présentent une égalisation des chronaxies, on observe simultanément la dis-

parition de l'influence de la posture (n^{os} 9, 14, 15, 19, 20 et 21). Dans 3 cas cependant (n^o 10 patte gauche, n^o 14 patte droite, n^o 21 patte gauche), *sans qu'il y ait égalisation des chronaxies des antagonistes, le changement de posture s'est montré sans influence sur les valeurs de ces chronaxies*. Le contraire (c'est-à-dire l'égalisation des antagonistes avec persistance de l'influence de la posture) ne s'est jamais produit. Le fait est trop peu confirmé par le nombre des expériences pour que nous insistions. Cependant, il était important de le signaler, car les cas où la présence (ou la disparition) des deux phénomènes n'est pas simultanée, sont très rares, et il paraît presque impossible de les dissocier. Si ce fait était exact, il indiquerait que la métachronose qui se produit sous l'influence de la posture est due à un mécanisme régulateur moins fondamental, plus facilement troublé que celui qui maintient écartées les chronaxies des antagonistes.

c) L'expérience n^o 21 montre que les troubles chronaxiques qui se sont manifestés au moment même de l'opération persistent encore 24 heures après. L'expérience n^o 19 montre qu'ils ont disparu après une semaine.

3) *Destructions bilatérales en deux temps.*

Ayant observé que les chronaxies d'un animal opéré d'un seul côté présentaient, après sa guérison, exactement les mêmes rapports que celles d'un animal intact, nous nous sommes posés la question suivante : la destruction des canaux restés intacts chez ces animaux guéris, aboutit-elle aux mêmes troubles de la coordination et des chronaxies des antagonistes que la destruction bilatérale effectuée en une seule opération ? Il nous paraissait possible que chez ces animaux le mécanisme d'adaptation fonctionnant déjà après la première opération, pouvait diminuer les troubles produits par la seconde. Nous avons alors fait sur 3 pigeons des ablations unilatérales, et, que nous ayons ou non constaté des troubles chronaxiques, nous avons con-

PIGEON N° 12

13 fév. 10^h40 - Destruction des canaux droits. Troubles assez légers d'équilibre. L'animal tourne à droite.

11 ^h 30	Extens.	32	27						
	Flexion	18	33						
	E/F	0.8							
15 ^h 50	Extens.	19	50	45	46	0.9	44	28	44 42 1.5
	Flexion	16	42	29	31	0.7	38	27	31 40 1.4
	E/F	1.2	1.4				1		1

PIGEON N° 13

15 fév. 15^h45 - Destruction des canaux droits. Troubles d'équilibre. Boite à droite.

19 ^h	Extens.						55	43	29	25	0.5
	Flexion						21	25	36	25	1
	Extens.						45	37			
	E/F						1.7	et 1.5	1		

PIGEON N° 14

20 fév. 15^h30 - Destruction des canaux droits. Grande difficulté pour la marche. L'animal paraît très abattu. Hémorragie pendant la dissection du sciatique droit.

18 ^h 30	Extens.	46	45	32	60	1.4	19	34	20	35	1
	Flexion	30	25	52	40	1.6	15	40	65	37	1
	E/F	1.8	1.5				0.9		1		

(4) Voir notes page 421.

TABLEAU N° 10 (suite)

Destructions unilatérales

PIGEON N°		PATTE GAUCHE				PATTE DROITE			
		S.p.i. (4)	Rh (4)	S.p.e. (4)	S.p.i. (4)	S.p.i. (4)	Rh (4)	S.p.e. (4)	S.p.i. (4)
21 fév. 15 ^b 30	- Destruction des canaux droits. L'animal boîte de la patte droite, qui semble hypotonique par rapport à la gauche.								
17 ^b 30	-	36	42	94	75	45	55	35	45
	Extens.	75	32	28	43	52	53	15	55
	Flexion	1.3		1.6		1		0.8	
	E/F								
PIGEON N° 16									
22 fév. 15 ^b 30	- Destruction des canaux droits. Troubles très légers.								
16 ^b 30	-	36	32	17	68			36	25
	Extens.	44	55	46	45			38	55
	Flexion	0.5		1.4				0.4	
	E/F								
17 ^b 45	-					77	38		
	Extens.					78	50		
	Flexion					0.7			
	E/F								
PIGEON N° 17									
13 mars 15 ^b 15	- Mise à nu des canaux droits qu'on laisse intacts.								
15 ^b 30	-					25	19	39	35
	Extens.					28	31	90	17
	Flexion					0.6		2	0.5
	E/F								
16 ^b	- Destruction des canaux droits.							12	35
17 ^b	-	9	35	17	22			72	27
	Extens.	18	25	9	15			1.2	
	Flexion	1.4		1.4					
	E/F								
PIGEON N° 18									
15 mars 15 ^b	- Destruction des canaux droits. Peu de troubles.								
16 ^b	-					42	25	11	35
	Extens.					27	35	27	25
	Flexion					0.7		1.4	
	E/F								

(4) Voir notes page 121.

Destructions bilatérales en deux temps

PIGEON N° 19	PATTE GAUCHE	PATTE DROITE	
		S.p.e. (1) Rh (2)	S.p.e. (1) Rh (2)
23 fév. 15 ^h 25 - Destruction des canaux droits, Troubles très nets.	Extens. Flexion E/F	84 60 39	44 55 48 1.2
17 ^h 45	Extens. Flexion E/F	18 66 55 35 1.9	32 30 78 45 0.6
2 mars - Troubles de marche et d'équilibre ont disparu.	Extens. Flexion E/F	17 34 25 32 1	33 35 19 35 1
18 mars 10 ^h - Destruction des canaux gauches. Gros troubles. Marche impossible.	Extens. Flexion E/F	17 34 25 32 1	33 35 19 35 1
10 ^h 30 - Marche en trébuchant et s'aidant des ailes.	Extens. Flexion E/F	17 34 25 32 1	33 35 19 35 1
11 ^h	Extens. Flexion E/F	17 34 25 32 1	33 35 19 35 1
PIGEON N° 20	Extens. Flexion E/F	7 19	12 17 12 25 0.7
6 mars 15 ^h 15 - Destruction des canaux droits.	Extens. Flexion E/F	24 90 32 0.9	42 35 30 32 1
17 ^h 30	Extens. Flexion E/F	24 90 32 0.9	42 35 30 32 1
20 mars 14 ^h 45 - Destruction des canaux gauches. Troubles marqués. Marche impossible.	Extens. Flexion E/F	24 90 32 0.9	42 35 30 32 1
PIGEON N° 21	Extens. Flexion E/F	14 22 21 34 0.6	12 35 17 30 1.1
8 mars 14 ^h 45 - Destruction des canaux droits, Troubles d'équilibre. Tombe vers l'avant.	Extens. Flexion E/F	8 25 28 25 1	60 40 55 50 0.8
9 mars	Extens. Flexion E/F	30 45	41 27 28 42 0.9
25 mars	Extens. Flexion E/F	30 45	41 27 28 42 0.9

(1) Voir notes page 124.

servé les animaux. Après 2 ou 3 semaines, ayant vérifié que l'animal paraissait redevenu normal, nous avons détruit les canaux du côté opposé.

Ces 3 expériences, dont les résultats se trouvent dans le tableau n° 11 nous montrent que, contrairement à nos suppositions, une parfaite égalisation des chronaxies des antagonistes et une disparition totale de l'influence de la posture suit cette seconde opération, exactement comme lorsque les 2 côtés étaient opérés simultanément.

III. — CONCLUSIONS

On peut résumer ce qui précède comme suit :

1) *Aux destructions bilatérales des canaux semi-circulaires, pratiquées en une ou deux opérations, correspondent une parfaite égalisation des chronaxies des antagonistes et la suppression de l'influence de la posture sur les chronaxies.*

2) *Le rapport normal des chronaxies et l'influence de la posture réapparaissent dès que l'animal ne présente plus de troubles du premier stade, c'est-à-dire est capable de marcher sans troubles de coordination.*

3) *Aux destructions monolatérales correspondent parfois, soit sur la patte correspondant au côté lésé, soit sur celle du côté opposé, soit sur les deux, des troubles dans les rapports habituels des chronaxies et dans le rôle joué par la posture. Toutefois ces troubles ne sont pas systématiques et peuvent même ne pas se présenter.*

Ces expériences mettent donc en évidence que, chez le pigeon, les canaux semi-circulaires font partie des organes périphériques dont les influx centripètes agissent sur les centres pour intervenir dans la régulation des phénomènes de subordination, et dont le bon fonctionnement est, à l'état normal, nécessaire pour maintenir dans le rapport de 1 à 2 les chronaxies des antagonistes. Si ces influx centripètes sont perturbés on

observe immédiatement un bouleversement des chronaxies, puis, au cours des jours suivants, le bouleversement cesse et les centres deviennent capables d'assurer la régulation des chronaxies en l'absence de ces influx.

On sait que le fonctionnement du labyrinthe chez les oiseaux peut très bien être tout à fait autre que chez les mammifères, autre également que chez les poissons, etc., et que par conséquent il faut être très prudent dans la généralisation d'un phénomène d'une classe à une autre. Toutefois, un récent travail de WOLFF et ALTENBURGER (3) (dont nous n'avions pas eu connaissance en commençant le nôtre) montre que, chez l'homme également, on peut provoquer des modifications des chronaxies des extenseurs et des fléchisseurs par des excitations labyrinthiques, produites au moyen de courant d'eau chaude ou d'eau froide dans l'oreille. Le phénomène paraît donc être général.

Enfin il est intéressant de remarquer que les troubles chronaxiques consécutifs aux lésions disparaissent en même temps que le comportement de l'animal redevient normal; il y a là, une fois de plus, confirmation du rapport étroit existant entre le comportement et l'intégrité du rapport de 1 à 2 entre les chronaxies des antagonistes, auquel s'ajoute dans cette série d'expériences la persistance de l'influence de la posture.

CHAPITRE VII

CONSIDERATIONS GENERALES

Si nous considérons les résultats apportés par les différentes recherches décrites au cours des chapitres précédents, nous pouvons constater que certains ne font qu'étayer par l'apport de nouvelles confirmations des notions déjà établies : ils ajoutent par exemple un élément, la morphine, à la liste des poisons (éther, alcool, chlorure d'éthyle, scopolamine), supprimant les états de subordination, liste établie par L. LAPICQUE, KAJIWARA, RUDEANU et nous-mêmes, ou ils généralisent aux mammifères les observations faites chez la grenouille par L. et M. LAPICQUE dès 1928, sur le rôle respectif des hémisphères et de la région thalamo-mésencéphalique dans les phénomènes de subordination.

Mais parmi ces résultats il en est qui introduisent des notions nouvelles nous paraissant pouvoir être utiles à l'étude de la subordination. Il nous semble que, avec leur aide et à la lumière des faits déjà connus, il est possible de se représenter comme suit, un peu schématiquement peut-être, l'ensemble des phénomènes intervenant dans la régulation des chronaxies des antagonistes.

Chez un individu intact, l'activité thalamo-mésencéphalique établit sur les neurones moteurs, de l'un au moins des muscles d'un groupe antagoniste, un état de subordination, ou, si l'on adopte l'hypothèse MONNIER-JASPER, un état de polarisation tel que les chronaxies des antagonistes soient, entre elles, dans des rapports voisins de 1 à 2. L'existence de ces rapports, qui peuvent s'inverser sous l'influence de la posture, permet à l'animal des séries de mouvements coordonnés et relativement complexes, mais stéréotypés et ne portant pas

pour chaque individu une marque particulière, un cachet qui lui soit propre.

Ce cachet particulier, individuel, nous semble être imprimé au comportement de l'animal par l'activité corticale qui règle et domine les états de subordination en établissant des équilibres variés entre les chronaxies. Nous avons pu mettre en évidence un cas particulier où l'influence de l'écorce se manifeste, en étudiant, chez le rat, les variations que subit la disposition des chronaxies des antagonistes des membres, quand on fait varier l'activité de l'un ou l'autre hémisphère; mais le nombre de cas où cette influence s'exerce nous paraît devoir être infini et divers comme le sont eux-mêmes les mouvements spontanés et imprévus qu'accomplit sans cesse l'individu normal.

D'autre part, les équilibres suivant lesquels se répartissent les états de subordination créés par les centres, sont sans cesse réglés et déplacés par des influx afférents, allant de la périphérie à ces centres. Parmi ces influences périphériques on peut citer celle de la posture sur laquelle nous avons déjà insisté; les recherches de WOLFF et ALTENBURGER chez l'homme, les nôtres chez le pigeon, indiquent également l'influence des excitations labyrinthiques; un travail de SCHRIEVER montre d'autre part que, lorsqu'on supprime chez la grenouille les excitations lumineuses par section des nerfs optiques, on modifie la subordination médullaire; peut-être peut-on ranger dans la même catégorie que les précédents, les influx provenant de l'activité cérébelleuse? Lorsque l'une de ces influences périphériques est brusquement supprimée, il se produit un bouleversement momentané dans la régulation des états de subordination qui se traduit par l'égalisation des chronaxies des antagonistes. Ce bouleversement n'est jamais définitif et les rapports normaux entre les chronaxies peuvent être observés à nouveau quelque temps après l'intervention.

Enfin, une dernière remarque importante est que les centres encéphaliques ne jouissent pas seuls du pouvoir de créer sur les neurones moteurs un état de subordination : nos recherches sur le rat spinal, celles de Mme LAPICQUE et de VAHL sur la grenouille spinale après injection de caféine, montrent que la moëlle est capable de créer, elle aussi, des phénomènes de subordination établissant entre les chronaxies des antagonistes un écart suffisant pour guider le choix de l'influx nerveux. Ce fait, qui nous paraît intéressant en ce qu'il explique la possibilité des réflexes spinaux suivant la théorie générale du fonctionnement du système nerveux de LAPICQUE, nous paraît pouvoir être généralisé à tout tissu nerveux central où s'établit la jonction de fibres afférentes et efférentes. Il n'infirme en rien le rôle primordial joué par les centres thalamo-mésencéphaliques : il n'exprime en effet qu'une possibilité, une potentialité qui n'a peut-être pas à se manifester dans la vie normale.

Au cours de toutes nos expériences nous avons été à même de nous pénétrer de l'importance capitale des phénomènes de subordination dans la vie de relation. Nous avons vérifié sans cesse que leur présence et leurs variations accompagnent pas à pas les phénomènes de coordination, et que leur disparition entraîne toujours la perte de ces derniers.

Nous répétons, ce que nous avons déjà dit maintes fois, que, à cause de leur importance même, et des mille influences qui les modifient, ces phénomènes sont difficiles à étudier : mais au fur et à mesure que les facteurs qui interviennent dans leur régulation seront mieux connus, de nouvelles recherches, limitées à des faits de plus en plus précis, pourront être entreprises.

Les questions les plus intéressantes à étudier sont celles qui constituent le vaste domaine des inter-relations entre les mouvements de fine coordination et les chronaxies de subordination.

GEMELLI, au cours d'un assez récent article sur l'habileté manuelle (33), se plaint de ne pouvoir en donner une théorie psychologique tant que l'on ne possèdera pas les moyens de résoudre le problème physiologique de la coordination musculaire et que l'on ne pourra établir les connections causales du phénomène que l'on étudie. « Ce que nous connaissons à ce point de vue, ajoute-t-il, est assez peu, ou du moins est trop peu, en face de la complexité du jeu des mouvements. Il suffit de parcourir les plus récents travaux pour constater que si nous comprenons, difficilement d'ailleurs, comment se produisent les contractions isolées et leur régulation grâce au jeu des agonistes et des antagonistes et à l'action des réflexes, le mécanisme fin et complexe de la coordination et de l'adaptation musculaire à un but déterminé nous échappe totalement. Pourtant, l'habileté manuelle est entièrement réalisée par ce dosage des mouvements, par leur succession coordonnée et leur subordination ».

Nous avons cité un peu longuement GEMELLI, parce qu'il nous semble que le problème dont il parle est un exemple typique de l'une des questions pour l'étude desquelles l'examen approfondi des chronaxies de subordination et de leurs variations semble devoir être un précieux moyen d'investigation : il est en effet probable que, quand on connaîtra parfaitement le jeu de ces chronaxies, on ne sera pas loin de posséder la clef du mécanisme fin et complexe de la coordination.

RESUME

Les données positives que les recherches, exposées au cours des six premiers chapitres de ce travail, nous ont permis de recueillir sur les conditions d'apparition ou de disparition des phénomènes de subordination, peuvent se résumer dans les six points suivants :

1° La morphine administrée au chien ou au lapin, à une dose suffisante pour produire un état de torpeur sans sommeil, provoque en même temps, chez ces animaux, l'égalisation des chronaxies des antagonistes des membres postérieurs.

2° On peut chez le chien et chez le rat, supprimer tout ou partie du tissu cortical sans provoquer l'égalisation de ces chronaxies.

3° Une section encéphalique transversale, passant entre les tubercules quadrijumeaux antérieurs et postérieurs, est suivie au contraire, chez le chien, par l'égalisation des chronaxies des antagonistes.

4° La destruction bilatérale des canaux semi-circulaires entraîne, chez le pigeon, une égalisation momentanée des chronaxies des antagonistes des pattes, accompagnée de la suppression de l'influence de la posture sur ces chronaxies.

5° La disposition asymétrique des rapports des chronaxies des antagonistes, observée par JASPER et caractérisant les rats droitiers ou gauchers, est bien due à la prépondérance de l'activité d'un hémisphère sur l'autre, puisque par l'inhibition ou la destruction de l'un de ces hémisphères on peut inverser la disposition préétablie.

6° Le tissu médullaire, séparé des centres par une section de la moëlle au niveau thoracique acquiert, chez le rat, 24 ou 48 heures après la section, le pouvoir de créer un état de subordination sur les neurones moteurs des muscles des pattes postérieures et de rétablir entre les chronaxies des antagonistes le rapport de 1/2.

BIBLIOGRAPHIE

1. -- ACEVEDO D. — Modification de l'excitabilité médullaire et thalamique par l'ion Br. — *Ann. de Physiol. et de Physico-Chimie biol.*, t. 6, p. 427, 1930.
2. - ALEXIU L. — Recherches chronaximétriques sur la diffusion de l'excitation au cours de l'effort physique. — *Thèse Fac. des Sc.*, Paris, 1933.
3. ALTENBURGER et WOLFF. — Vestibulare Beeinflussbarkeit der Körpermuskulatur. — *Zeitschrift f. d. gesam. Neurol. und Psych.*, t. 138, p. 657, 1932.
4. - BAYER H. et STICHS W. — Über die Dehnung von Muskeln und Nerven des Frosches. — *Münch. Med. Wochschr.*, t. 89, p. 1024, 1932.
5. -- BETCHEREW. — La moelle épinière. — Paris, 1908.
6. BONVALLET M. et LE BEAU J. — Action de la morphine sur les chronaxies motrices des antagonistes des pattes postérieures chez le chien. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 116, p. 970, 1934.
7. BONVALLET M. et RUDEANU A. — Action de la morphine sur la coordination des mouvements. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 107, p. 967, 1931.
8. - BONVALLET M. et RUDEANU A. — Sur le rôle de l'écorce cérébrale dans la régulation des chronaxies motrices périphériques. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 110, p. 696, 1932.
9. -- BONVALLET M. et RUDEANU A. — Rôle des canaux semi-circulaires dans la régulation des chronaxies motrices périphériques. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 113, p. 1184, 1933.
Voir JASPER et RUDEANU.
10. - BOURGUIGNON G. — *Thèse Fac. des Sc.*, Paris, 1923.
11. - BOURGUIGNON G. — La chronaxie chez l'homme. — 1 vol., Masson, 1923.
Voir MARINESCO.
12. - BOURGUIGNON G. et LAUGIER H. — Variations de la chronaxie dans la fatigue par contraction volontaire soutenue chez l'homme. — *C. R. Acad. des Sc.*, t. 187, p. 846, 1928.
13. - BREMER F. — Le tonus musculaire. Rapport à l'Association des physiologistes. — *Ann. de Physiol.*, p. 199, 1932.
14. -- BREMER F. et RYLANT P. — Action de la strychnine sur l'excitabilité des différents éléments de l'arc réflexe. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 91, p. 110, 1924.
15. — BROCA P. — De la différence fonctionnelle des deux hémisphères cérébraux. — *Mémoires d'anthropologie*, t. 5, p. 152, 1888.

16. -- BUYTENDIJK. — An experimental investigation into the influence of cortical lesions on the behaviour of rats. — *Arch. neerl. de Physiol.*, t. 18, p. 370, 1932.
17. -- CARDOT H. et LAUGIER H. — Où se produit l'excitation dans la méthode dite monopolaire. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 72, p. 355, 1932.
18. — CARDOT H. et LAUGIER H. — Nouvelle démonstration de la localisation cathodique de l'excitation de fermeture dans la méthode dite monopolaire. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 72, p. 406, 1912.
19. — CARDOT H. et RÉGNIER J. — Chronaxie des fibres motrices et sensitives du sciatique de la grenouille. Valeurs moyennes et variations. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 97, p. 1136, 1927.
20. — CHAUCHARD A. et B. — Modifications des paramètres de l'excitabilité de l'écorce cérébrale sous l'influence du chloroforme. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 97, p. 1263, 1927.
21. — CHAUCHARD A. et B. — Influence des centres sur l'excitabilité des nerfs moteurs chez les crustacés. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 111, p. 621, 1932.
22. — CHAUCHARD A. et B. et DENISSOF P. — Mesure de la réaction de l'écorce des deux hémisphères cérébraux aux excitations thermiques périphériques unilatérales. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 113, p. 826, 1933.
23. — CHAUCHARD A. et B. et DENISSOF P. — Variations de la chronaxie de l'écorce cérébrale sous l'influence des excitations thermiques périphériques. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 113, p. 596, 1933.
24. — CHAUCHARD A. et B. et KAJIWARA S. — Le rapport des chronaxies des zones motrices corticales de la flexion et de l'extension des membres. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 105, p. 776, 1930.
25. — CHAUCHARD A. et B. et KAJIWARA S. — Action de l'alcool sur l'excitabilité des neurones moteurs de l'écorce cérébrale. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 105, p. 778, 1930.
26. — CREED E. S., DENNY-BROWN D., ECCLES J. C., LIDDELL E. G. T. et SHERRINGTON C. S. — Reflex activity of the spinal cord. — 1 vol., Oxford, 1932.
27. -- CYON E. (DE). — Recherches expérimentales sur les fonctions des canaux semi-circulaires et sur leur rôle dans la formation de la notion d'espace. — *Thèse de médecine*, Paris, 1878.
DENISSOF P. — Voir CHAUCHARD.
28. -- DUBUISSON M. — Contribution à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des invertébrés. 8 Nouvelles recherches sur le rôle du plexus nerveux cardiaque de la Limule. Chronaxie de subordination. — *Arch. int. de Physiol.*, t. 32, p. 416, 1931.
29. — DUSSER DE BARENNE J. G. — Experimental researches on sensory localisations in the cerebral cortex. — *Quart. Journ. of exper. Physiol.*, t. 9, p. 355, 1915.

30. -- DUSSER, DE BARENNE J. G. — Recherches expérimentales sur les fonctions du système nerveux central faites en particulier sur deux chats dont le neopallium avait été enlevé. — *Arch. Neerl. de Physiol.*, t. 4, p. 31, 1919.
31. -- EWALD. — Die Beziehungen des Tonuslabyrinthes zur Toldenrstarre und über die Nystensche Reihe. — *Pflüg. Arch.*, t. 63, p. 521, 1896.
FORBES A. — Voir LAMBERT.
32. -- FULTON J. F. — Muscular contraction and the reflex control of movement. — 1 vol., Londres, 1926.
33. -- GEMELLI. — L'Abilità manuela. — *Archiv. di Scienza biol.*, t. 14, p. 76, 1930.
34. -- GOLTZ. — Über die physiologische Bedeutung der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. — *Pflüg. Arch.*, t. 3, p. 172, 1870.
35. -- GOLTZ. — Der Hund ohne Grosshirn. — *Pflüg. Arch.*, t. 60, p. 570, 1892.
36. -- GRAHAM BROWN. — Die Grosshirnhemisphären. — In *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie*, t. 10, p. 478, 1927.
37. -- GRAHE K. — Bogengangsreflex auf die Extremitäten beim Kaninchen. — *Pflüg. Arch.*, t. 204, p. 241, 1934.
d'HEUCQUEVILLE. — Voir TOULOUSE.
38. -- JASPER H. H. — A laboratory study, of diagnostic indices of bilateral neuro-muscular organization in stutterers and normal speakers. — *Psychological monographs*, t. 42, n° 1, 1932.
39. -- JASPER H. H. — L'action asymétrique des centres sur la chronaxie des nerfs symétriques droit et gauche chez la grenouille. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 110, p. 376, 1932.
40. -- JASPER H. H. — L'action asymétrique des centres sur la chronaxie des nerfs symétriques droit et gauche chez les mammifères. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 110, p. 702, 1932.
41. -- JASPER H. H. — L'action des centres nerveux sur la fonction du temps dans l'excitabilité des nerfs moteurs du crabe. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 112, p. 230, 1933.
Voir MONNIER.
42. -- JASPER H. H. et BONVALLET M. — La subordination chez le rat spinal. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 113, p. 1186, 1933.
43. -- JASPER H. H. — Rôle de l'écorce dans l'organisation asymétrique des chronaxies des nerfs symétriques chez les rats droitiers ou gauchers.
44. -- JASPER H. H. et MONNIER A. M. — Pseudo chronaxies des systèmes neuro-musculaires des crustacés, dues à des réponses rythmiques du nerf. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 112, p. 233, 1933.
45. -- KAJIWARA S. — Recherches sur le mécanisme des troubles de la coordination nerveuse sous l'influence de l'alcool. *Thèse, Fac. des Sc.*, Paris, 1931.
Voir CHAUCHARD et LAPICQUE.

46. - KARPUS J. P. et KREIDL A. — Uber totalextirpationen einer und beider Grosshirnhemisphären an Affen. *Arch. für Anat. u. Physiol.*, p. 155, 1914.
KREIDL A. — Voir KARPUS.
KREINDLER A. — Voir MARINESCO.
47. - LAMBERT E. F., SKINNER B. F., FORBES A. — Some conditions affecting intensity and duration on thresholds in motor nerve. With reference to chronaxie of subordination. *Americ. Journ. of Physiol.*, t. 106, p. 721, 1934.
48. - LAPICQUE L. — Sur la théorie de l'addition latente. *Ann. de Physiol. et de Physico-chimie biol.*, p. 132, 1925.
49. - LAPICQUE L. — L'excitabilité en fonction du temps. La chronaxie, sa signification, sa mesure. 1 vol. *Les Presses universitaires*, Paris, 1926.
50. LAPICQUE L. — Les muscles. in *Traité de physiol. normale et pathologique*, de G. H. Roger, t. 8, Paris, Masson,, 1929.
51. — LAPICQUE L. — Chronaxie de l'innervation motrice du manteau chez le calmar. Sa modification dans le ganglion étoilé séparé des centres supérieurs. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 102, p. 626, 1929.
52. — LAPICQUE L. — Physiologie générale du système nerveux. in *Nouveau traité de psychologie de Dumas*, Paris, Alcan, 1930.
53. — LAPICQUE L. — Cours professés à la Sorbonne, 1934.
54. — LAPICQUE L. et M. — Mesure analytique de l'excitabilité réflexe. *C. R. Soc. Biol.*, t. 72, p. 871, 1912.
55. - LAPICQUE L. et M. — Modification du nerf moteur en relation avec le tonus d'origine cutanée. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 90, p. 1368, 1924.
56. - LAPICQUE L. et M. — Modifications des chronaxies motrices par l'influence des centres supérieurs. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 99, p. 1390, 1928.
57. — LAPICQUE L. et M. — La chronaxie de subordination, sa régulation réflexe. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 99, p. 1947, 1928.
58. - LAPICQUE L. et KAJIWARA S. — Changements dans les chronaxies périphériques sous l'influence de l'alcool. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 105, p. 632, 1930.
59. - LAPICQUE M. — Action des centres encéphaliques sur la chronaxie du nerf moteur. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 88, p. 46, 1923.
60. - LAPICQUE M. — Influence du thalamus sur la chronaxie du nerf moteur. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 105, p. 848, 1930.
61. - LAPICQUE M. — Chronaxie de subordination chez un invertébré. *C. R. Acad. des Sc.*, t. 193, p. 1037, 1931.
Voir LAPICQUE L.
62. LAPICQUE M. et VAHL F. — Influence des divers centres nerveux sur les chronaxies périphériques sensitive et motrice. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 108, p. 1136, 1931.

63. — LASHLEY K. S. — Integrative functions of the cerebral cortex. *Physiol. Reviews.*, t. 13, p. 1, 1933.
LAUGIER H. — Voir BOURGUIGNON et CARDOT.
64. — LAUGIER H. et LIBERSON W. — Variations de la chronaxie des antagonistes dans la fatigue d'un mouvement volontaire. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 108, p. 926, 1931.
65. — LAUGIER H., LIBERSON W. et NEOUSSIKINE B. — Variation de la chronaxie en fonction de la posture chez l'homme. *C. R. Acad. des Sc.*, t. 191, p. 1079, 1930.
66. — LAUGIER H. et NEOUSSIKINE B. — Diffusion de l'excitation dans les centres nerveux; différences individuelles; rôle de la posture. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 105, p. 437, 1930.
67. — LAUGIER H. et NEOUSSIKINE B. — Modifications tardives de la chronaxie après le travail électriquement provoqué. *C. R. Acad. des Sc.*, t. 1, p. 244, 1931.
68. — LHERMITTE J. — Physiologie des ganglions centraux. in *Traité de physiologie normale et pathologique*; de G. H. Roger, t. 9, p. 193, Paris, Masson, 1929.
LIBERSON W. — Voir LAUGIER.
69. — LIDDELL E. G. et SHERRINGTON C. S. — Reflexes in response to the stretch (myotatic reflexes). *Proc. Roy. Soc. (B)*, t. 96, p. 212, 1914.
70. — LIDDELL E. G. et SHERRINGTON C. S. — Further observations on myotatic reflexes. *Proc. Roy. Soc.*, t. 97, p. 212.
71. — MAGENDIE. — Journal de physiologie expérimentale, 1882.
72. — MAGNUS R. K. — Körperstellung. 1 vol., *Julius Springer*, Berlin, 1924.
73. — MARINESCO G. et BOURGUIGNON G. — Variations de la chronaxie et de l'attitude des membres sous l'influence de la scopolamine et de l'ésérine dans deux cas de syndromes parkinsoniens post-encéphalitiques. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 99, p. 207, 1927.
74. — MARINESCO G., SAGER O. et KREINDLER A. — Etudes chronaximétriques dans le parkinsonisme post-encéphalitique, mécanisme de l'action thérapeutique de la scopolamine chez les parkinsoniens post-encéphalitiques. *C. R. Soc. de Biol.*, 1928, t. 98, p. 1204 et 1322, 1928.
75. — MARINESCO G., SAGER O. et KREINDLER A. — Chronaximetrische Studien an einseitig und beiderseitig dekortizierte Katzen. *Pflüg. Arch.*, t. 230, p. 729, 1932.
76. — MAZOUÉ (Mme L.). — Variations de l'excitabilité médullaire sous l'influence de quelques agents physiques et chimiques. *Thèse Fac. des Sc.*, Paris, 1930.
77. — MONNIER A. M. — Etude expérimentale du mécanisme physico-chimique de la subordination nerveuse. *Thèse, Fac. des Sc.*, Paris 1933. *Arch. internat. Physiol.*, t. 37, p. 337, 1933.
Voir JASPER.

78. — MONNIER A. M. et JASPER H. H. — Relation entre la vitesse de propagation de l'influx nerveux et la chronaxie de subordination. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 110, p. 286, 1932.
79. — MONNIER A. M. et JASPER H. H. — Recherches de la relation entre les potentiels d'action élémentaires et la chronaxie de subordination. Nouvelle démonstration du fonctionnement par tout ou rien de la fibre nerveuse. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 110, p. 547, 1932.
80. — MONNIER A. M. et JASPER H. H. — Relation entre le potentiel de démarcation d'un nerf et la chronaxie de subordination, analogie avec l'électrotonus. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 110, p. 549, 1932.
- NEOUSSIKINE B. — Voir LAUGIER et TOULOUSE.
81. — PETERSON. — A preliminary report on right and left handedness in the rat. *Journ. comp. Psychol.*, t. 12, p. 243.
82. — PETERSON. — Mechanism of handedness in the rat. *Comparative Psychol. Monogr.*, t. 9, n° 6, 1934.
- 82 bis. — RADEMAKER. — Das Stehen. 1 vol., Berlin, 1931.
- REGNIER J. — Voir CARDOT.
83. — RIZZOLO. — Etudes expérimentales sur l'excitabilité de l'écorce cérébrale du chien. *Thèse, Fac. des Sc.*, Paris, 1928.
84. — ROTHMANN M. — Demonstration des Hundes ohne Grosshirn. *Bericht. ü. d. Kongress f. exper. Psychol.*, Leipzig, p. 256, 1912.
85. — ROTHMANN M. — Zusammenfassender Bericht über den Rothmannschen grosshirnlosen Hund nach klinischen und anatomischen Untersuchungen. *Zeitschr. f. d. Gesam. Neurol. u. Psych.*, t. 87, p. 247, 1923.
86. — RUDEANU A. — Modifications des chronaxies motrices périphériques sous l'influence du chlorure d'éthyle en anesthésie générale. Relation avec la coordination des mouvements. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 109, p. 107, 1932.
87. — RUDEANU A. — Contribution à l'étude expérimentale de la chronaxie de subordination. Relation avec la coordination des mouvements. *Thèse, Fac. des Sc.*, Paris, 1933.
- Voir BONVALLET.
88. — RUDEANU A. et BONVALLET M. — Action de la scopolamine sur les chronaxies motrices périphériques. Relation avec la coordination des mouvements. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 109, p. 1193, 1932.
89. — RUDEANU A. et BONVALLET M. — Chronaxies motrices périphériques des antagonistes dans la rigidité de décérébration. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 110, p. 750, 1932.
90. — RUDEANU A. et BONVALLET M. — Influence de la posture sur les chronaxies motrices des antagonistes. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 111, p. 960, 1932.

91. RUDEANU A. et BONVALLET M. — Rôle du cervelet dans la régulation des chronaxies motrices périphériques. Relation avec la coordination. *C. R. Soc. de Biol.*, t. 111, p. 962, 1932.
RYLANT P. — Voir BREMER.
SAGER O. — Voir MARINESCO.
92. — SCHRIEVER H. — Variations des réflexes médullaires avec la température de différentes régions de l'axe cérébro-spinal. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 114, p. 522, 1933.
93. — SCHRIEVER H. — Variation des réflexes médullaires après ablation des différentes régions de l'encéphale. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 114, p. 912, 1933.
94. — SCHRIEVER H. — Variation des réflexes médullaires sous l'influence des centres supérieurs, après sections partielles de la moelle et section bilatérale de la chaîne sympathique. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 114, p. 1085, 1933.
95. — SCHRIEVER H. — Variation des réflexes médullaires après excitations électriques du mésencéphale. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 114, p. 40, 1934.
96. — SCHRIEVER. — Über den Einfluss übergeordneter Zentren auf die Summation in Rückenmark — I Mitteil. : Ergebnisse bei verschiedener Temperierung einzelner Abschnitte des Zentralnervensystems. — *Zeitschr. f. Biol.*, t. 94, p. 285, 1933.
97. — SCHRIEVER H. — Über den Einfluss übergeordneter Zentren auf die Summation in Rückenmark- 2 Mitteil. : Ergebnisse bei stückweise Abtragung des Gehirns sowie partieller Rückenmark- und Grenzstrangdurchschneidung. — *Zeitschr. f. Biol.* t. 95, p. 105, 1934.
98. — SHERRINGTON C. S. — Decerebrate rigidity and reflex control of movement. — *Journ. of Physiol.*, t. 22, p. 327, 1898.
Voir CREED et LIDDEL.
SKINNER B. F. — Voir LAMBERT.
99. — SPATZ H. — Physiologie und Pathologie der Stammganglien. — in *Handbuch f. Neurol. u. pathol. Physiol.*, t. 10, p. 409, 1927.
STICHS W. — Voir BAYER.
100. — TEN CATE J. et VAN HERCK A. W. H. — Beobachtungen an Kaninchen nach Extirpationen im Neopallium. — *Arch. neerl. de Physiol.*, t. 18, p. 337, 1933.
101. — TOULOUSE E., D'HEUCQUEVILLE et NEOUSSIKINE B. — Emotivité et chronaxie de subordination. — *Année psychol.*, 32^e année, p. 197, 1931.
102. — TOURNAY A. — Physiologie spéciale du système nerveux. — in *Nouveau traité de psychologie* de G. Dumas, Paris, Alcan, 1930.

103. — TRENDELENBURG. — Methodik der Physiologie des Zentralnervensystems von Wirbeltieren. — *Abderhaldens Handbuch d. Arbeitsmeth.*, vol. 5.
VAN HERK. — Voir TEN CATE.
 104. — VERSTEEGH. — Der Einfluss des Alkohols auf die Stellreflexe. — *Acta oto-laryngologica*, t. 4, p. 394, 1932.
 105. — VAHL F. — Action de la caféine sur le temps de sommation du réflexe médullaire. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 109, p. 277, 1932.
Voir LAPICQUE M.
 106. — WACHHOLDER. — Die Erregungsverteilung zwischen Strecken und Beugern in der Enthirnungstarre. *Pflüg. Arch.*, t. 221, p. 66, 1928.
 107. — WOLFF. — Voir ALTENBÜRGER.
 108. — ZELIONY. — Observations sur des chiens auxquels on a enlevé les hémisphères cérébraux. — *C. R. Soc. de Biol.*, t. 74, p. 707, 1913.
-

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

I. — Naissance de la notion de chronaxie de subordination. Définition. Application au fonctionnement du système nerveux	9
II. — Recherches récentes sur les phénomènes de subordination	13
III. — But des recherches personnelles	20

CHAPITRE PREMIER

<i>Techniques</i>	24
I. — Contention	24
II. — Anesthésiques	25
III. — Electrodes	26
IV. — Circuit d'excitation	30
V. — Difficultés rencontrées au cours de l'étude des phénomènes de subordination	31

CHAPITRE II

<i>Action de la morphine sur la régulation des chronaxies de subordination</i>	35
Travaux personnels	36
I. — Techniques	36
II. — Résultats :	
<i>a)</i> Sur le chien	38
<i>b)</i> Sur le lapin	45
III. — Conclusions	51

CHAPITRE III

<i>Rôle de l'écorce cérébrale dans la régulation des chronaxies de subordination</i>	53
Première partie. Travaux personnels	57
I. — Technique	57
II. — Résultats	59
III. — Conclusions	62
Deuxième partie	64
Travaux personnels	71
I. — Technique	72
II. — Résultats	74
III. — Conclusions	85

CHAPITRE IV

<i>Rôle du mésencéphale dans la régulation des chronaxies de subordination</i>	89
Travaux personnels	93
I. - Technique	93
II. - Résultats	95
III. - Conclusions	100

CHAPITRE V

<i>Rôle de la moëlle dans la régulation des chronaxies de subordination</i>	103
Travaux personnels	105
I. — Technique	107
II. - Résultats	117
III. - Conclusions	110

CHAPITRE VI

<i>Rôle des canaux semi-circulaires dans la régulation des chronaxies de subordination</i>	113
Travaux personnels	114
I. - Technique	116
II. - Résultats	118
III. — Conclusions	128

CHAPITRE VII

<i>Considérations générales</i>	131
<i>Résumé</i>	135
<i>Bibliographie</i>	137

DEUXIÈME THÈSE

Proposition donnée par la Faculté

PHYSIOLOGIE DU SYSTÈME NERVEUX CHEZ LES INVERTÉBRÉS

Vu et approuvé :

Paris, le 13 Novembre 1934

Le Doyen

de la Faculté des Sciences :

CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie

de Paris :

S. CHARLÉTY.

